Arbeiten aus dem Zoologischen Institut zu Graz Band XIV, Nr. 1.

Überreicht vom Verfasser

Sonderdruck aus: „Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie". 137. Band, 1. Heft

Die Fortpflanzung und das Wachstum von Crenilabrus ocellatus Forsk., einem Lippfisch des Mittelmeeres

Von

Tonko Šoljan

Mit 11 Abbildungen im Text



1930
AKADEMISCHE VERLAGSGESELLSCHAFT M. B. H.
LEIPZIG

Zeitschr. f. wiss. Zool.

Inhalt.

An die Mitarbeiter der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.

Die Zeitschrift steht offen wissenschaftlichen Arbeiten aus allen Gebieten der Zoologie. Sie erscheint in zwanglosen, einzeln berechneten Heften; ein Band umfaßt etwa 40 Druckbogen.

Zwecks raschester Veröffentlichung der eingesandten Beiträge müssen die Manuskripte **vollständig druckfertig** eingeliefert werden. Nachträgliche Einfügungen und ausgedehntere Änderungen verursachen hohe Kosten, die dem Autor berechnet werden müssen.

Den Tafelzeichnungen soll eine Anordnung beigelegt sein, die dem Raum des in der Zeitschrift üblichen Formates angepaßt ist. Vorlagen für Textabbildungen sind auf besonderen Blättern beizulegen. Die Zahl der Tafel- und Textabbildungen wolle auf das nötige Maß beschränkt werden. Der Verlag wird auf Wunsch den Mitarbeitern eine Anleitung für die Anfertigung von Zeichnungen für Tafel- und Textabbildungen sowie insbesondere eine solche für die Korrektur der Abbildungen zusenden. Die Figurenunterschriften sind **nicht** auf die Vorlagen zu schreiben, sondern auf einem besonderen Blatt beizulegen.

Im allgemeinen Interesse der Fachkreise erscheint es dringend geboten, den Umfang der Beiträge durch knappe Fassung des Textes einzuschränken. Der Höchstumfang der in der Zeitschrift erscheinenden Arbeiten ist auf 5 Druckbogen festgesetzt; nur aus besonderen Gründen können längere Arbeiten aufgenommen werden, doch wird in diesem Falle um eine vorherige Anfrage gebeten.

Die Mitarbeiter erhalten von ihren Beiträgen, wenn diese 2 Druckbogen nicht überschreiten, 100, wenn sie umfangeicher sind, 60 Sonderabdrücke kostenlos; weitere Exemplare werden zum Selbstkostenpreis berechnet.

Das Honorar beträgt 40 M. pro Bogen.

Manuskripte und Anfragen wegen Einlieferung solcher werden erbeten an die Herausgeber: Prof. **W. Schleip**, Würzburg, Zoologisches Institut oder Prof. **J. W. Harms**, Tübingen, Zoologisches Institut.

Überreicht vom Verfasser

Sonderdruck aus „Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie“. Bd. 137, Heft 1.
Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H. in Leipzig, 1930.

Die Fortpflanzung und das Wachstum von Crenilabrus ocellatus Forsk., einem Lippfisch des Mittelmeeres.

Von

Dr. Tonko Šoljan.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Graz.)

Mit 11 Abbildungen im Text.

Inhalt.

Geschichtliches.

Die in der vorliegenden Arbeit enthaltenen ökologischen Angaben sind ausschließlich Resultate meiner Beobachtungen im freien Meere, die morphologischen Untersuchungen führte ich an konserviertem Material durch.

Die in der Literatur vorhandenen Angaben über die Biologie und besonders die Fortpflanzung von *Crenilabrus ocellatus* Forsk. sind außerordentlich spärlich; diesbezüglich konnte ich nur folgende Stellen auffinden:

GRAEFFE (1888): »... häufig längs der Küste bei Triest. Laichzeit: März, April, Mai. Eier leicht gelblich, lassen sich leicht künstlich befruchten und genügt ein Milchner für viele Rogner.« LO BIANCO (1900): »Fecondazioni artificiali riuscite IV.—VI.; vive come le specie precedenti.« (Das sind: *Crenilabrus griseus* L., worüber gesagt wird: »... vive fra gli scogli littorali e le praterie di *Posidonia* ed è molto frequente; si raccoglie colle nasse e con le gangamelle«, und *Crenilabrus mediterraneus* L.: »Vive comme il precedente.«) LIST (1887): »Ich konnte die Eier von ... *Crenilabrus ocellatus* untersuchen. Die Eier wurden sämtlich künstlich befruchtet, indem das Sperma der reifen Männchen in die Eier enthaltenden Aquarien gedrückt wurde.« (Leider spricht der Autor in der ganzen Arbeit kein Wort über die Ergebnisse der Eier- oder Embryonenuntersuchungen bei *Crenilabrus ocellatus* FORSK.). CARUS (1889—1893): »Longit. 0,10—0,12 m.«

Überdies habe ich (1930) selbst vor kurzer Zeit eine Arbeit veröffentlicht, die sich fast ausschließlich mit ökologischen Beobachtungen bei *Crenilabrus ocellatus* FORSK. beschäftigt und deren Inhalt ich unten kurz zusammenfasse.

Die Ergebnisse meiner morphologischen Untersuchungen stehen mit den ökologischen Tatsachen gut im Einklang, ja sie ermöglichen erst deren richtiges Verständnis.

Ich gehe nun sogleich an die Mitteilung meiner Untersuchungsergebnisse, ohne Vergleiche mit anderen Fischarten anzustellen, weil eine komparative Bearbeitung des gesamten Materials innerhalb der Grenzen dieser Arbeit undurchführbar ist. Eine vergleichende Gesamtdarstellung bereite ich vor und soll in einer besonderen Publikation niedergelegt werden.

Ergebnisse der ökologischen Untersuchungen.

Vorkommen.

Die hier behandelte, von FORSKÅL in seinem nachgelassenen Werk im Jahre 1775 erstmalig beschriebene Species ist ein Litoralbewohner des Mittelmeeres. Ich hatte Gelegenheit, diese Art an der jugoslavischen Adriaküste in statu vitae zu studieren. Die Tiere sind besonders auf vorwiegend oder ganz steinigem oder felsigem, mit Algen bewachsenem, seichtem Grund anzutreffen und stellen neben *Crenilabrus pavo* C. V. die häufigste Labridenart dieser Zone dar. Meine Beobachtungen machte ich im Verlaufe mehrerer Jahre an folgenden Orten der adriatischen Küste: Martinščicabucht bei Sušak, Bakar, Crikvenica, Zara, Biograd,

Duba und Trpanj, somit fast längs der ganzen jugoslavischen Meeresküste; eingehenderen Studien konnte ich in den Jahren 1928 und 1929 in Martinšćica, 1929 auch in Trpanj obliegen.

Laichzeit.

GRAEFFE gibt als Laichmonate dieser Fischart März, April und Mai an, nach LO BIANCO gelangen künstliche Befruchtungen, die im Aquarium der Neapler Station gemacht wurden, von April bis Juni. Ich selbst konnte während der letzten 3 Jahre das Laichen im freien Meer in den Monaten Juli und August feststellen (vor und nach dieser Zeit hatte ich leider keine Gelegenheit, das Meer zu besuchen)[1]. Somit müssen die Angaben über die Laichzeit folgendermaßen erweitert werden: Anfang März bis Ende August. Es bleibt jedoch noch die Möglichkeit einer weiteren Ausdehnung, die aber keine beträchtliche sein dürfte, da in der zweiten Hälfte des Monats August Nester nur mehr ziemlich selten zu finden sind.

Zusammenfassung früherer Untersuchungen über die Laichablage und Brutpflege.

Diese im folgenden dargestellten Ergebnisse aus der Ökologie von *Crenilabrus coellatus* FORSK. habe ich bereits andernorts eingehend behandelt (T. ŠOLJAN 1930); ich kann mich deshalb in diesem Zusammenhang unter Hinweis auf jene ausführliche Darstellung darauf beschränken, die wichtigsten Tatsachen kurz anzuführen, soweit sie für das Verständnis der folgenden Abschnitte von Nutzen sind.

Ein Männchen, dessen Körperlänge mindestens 90 mm und dessen Gewicht mindestens 10 g beträgt, baut während der Laichzeit in einer Tiefe von $^1/_2$ bis $2^1/_2$ m ein Nest, vorzüglich an ruhigen Plätzen (Buchten, Häfen usw.), oft in zum Teil brackigem Wasser. Als Unterlage dient dabei nahezu ausschließlich die Braunalge *Cystosira* AG., als Baumaterial die Grünalge *Cladophora* KÜTZ., die vom Männchen büschelweise aus der Umgebung herbeigeholt und mit den *Cystosira*-Thallen verfilzt wird. Das Nest ist schüsselförmig angelegt, sein Lumen wird durch zeitweiliges Umherschwimmen des Männchens im Innern offen gehalten. Die Algen bleiben während der Benutzung des Nestes lebend.

Die in kleinen Schwärmen vorbeikommenden Weibchen schwimmen, sobald sie des Nestes ansichtig werden, darauf zu und werden vom Männchen so lange bedrängt, bis eines von ihnen ins Nest geht; dort legt es die Eier ab, gleichzeitig erfolgt deren Befruchtung durch das Männchen. Mittels ihrer klebrigen Hülle heften sich die Eier einzeln an die *Cladophora*-Fäden an (Abb. 1). Sobald Eiablage und Befruchtung beendet sind, holt das Männchen *Cladophora*-

[1] Nachträglich konnte ich Mitte Mai 1930 in Crikvenica feststellen, daß einige Individuen mit dem Laichen schon begonnen hatten; viele aber wanderten noch frei herum, ohne damit angefangen zu haben.

Büschel herbei, mit welchen es die eben abgelegten Eier bedeckt und in die Nestwand hineinstößt. (In Abb. 2 ist die Einlagerung der Eier an Querschnitten des Nestes schematisch dargestellt.) Tagsüber werden immer neue Weibchen zum Laichen ins Nest getrieben; *Crenilabrus ocellatus* Forsk. ist somit als polygam zu bezeichnen.

Das Männchen versorgt jede Partie Eier in der geschilderten Weise; so wird das Nest nach und nach vollständig zugebaut, seine Wandung enthält schließlich eine große Anzahl Eier. Auch die ausgeschlüpften Jungen verbleiben im Gewirr der *Cladophora*-Fäden des Nestes. Überdies beherbergen die lockeren Wände eine reiche Fauna: kleinere Formen von Crustaceen (z. B. *Caprella*), Mollusken, Anneliden, ferner kleine Bryozoenkolonien und dergleichen.

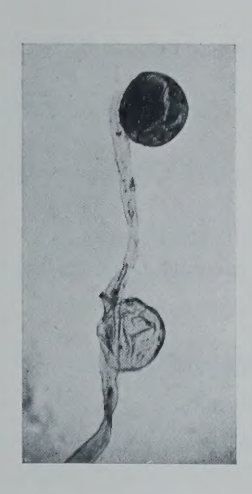


Abb. 1. *Crenilabrus ocellatus* Forsk. Eier an einem *Cladophora*-Faden befestigt; ein Ei enthält noch den Embryo, aus dem zweiten ist das Junge schon ausgeschlüpft und nur die Eihülle haften geblieben (nat. Gr. 0,627mm im Durchmesser).

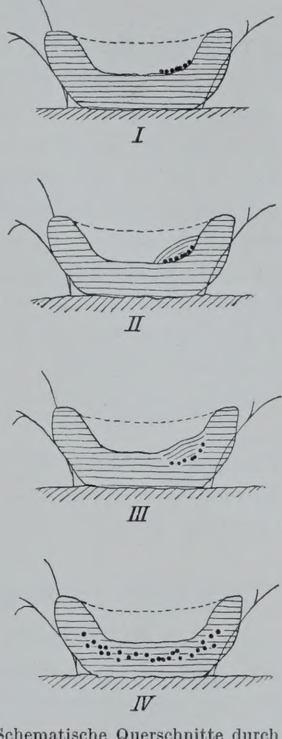


Abb. 2. Schematische Querschnitte durch das Nest, die das Eindringen der Eier in die Wand zeigen. *I* Eine Eierpartie ist am Boden der Nesthöhlung abgelegt, *II* das Männchen hat sie mit einem *Cladophora*-Polster bedeckt, *III* Eier und Bedeckung sind in die Nestwand hineingestoßen, *IV* schließlich finden sich alle Eierpartien auf diese Weise in der Nestwand eingebettet.

Das Männchen sorgt auch für die Reinigung des Nestes von Detritus, indem es, während es sich im Innern aufhält, ununterbrochen mit den Brustflossen fächelt und so das Wasser in Bewegung bringt.

Zwischen der *Cladophora* einerseits und den Eiern bzw. den Jungfischen und dem Männchen andererseits scheint ein intimer Gasaustausch stattzufinden, indem die Sauerstoffausscheidung der Alge die Atembedingungen der Brut verbessert und die Atmungsausscheidungen des Männchens, der Jungen wie auch der Eier der *Cladophora* zugute kommen. Dies dürfte auch ein

Grund dafür sein, daß die *Cladophora* des Nestes meist lebhafter grün gefärbt ist als die in der Umgebung wachsende.

Das Männchen verteidigt die Eier sowohl gegen den »Kannibalismus« der Weibchen, welche häufig die soeben abgelegten Eier aufzufressen versuchen, als auch gegenüber anderen *Crenilabrus*-Männchen und anderen Fischen. Kleinere (nicht nestbauende) Männchen werden weniger energisch vertrieben. Während das nestbesitzende Männchen die Befruchtung ausführt, schießen diese kleineren oft für Augenblicke vorsichtig ins Nest und befruchten gleichfalls. Wir wollen sie als »outsider der Befruchtung« bezeichnen.

Die Rolle des Nestes bei der Fortpflanzung von *Crenilabrus ocellatus* Forsk. kann in vier Punkten zusammengefaßt werden:

1. Anlockung der Weibchen.
2. Unterlage für die Eier.
3. Schutz für die Eier und Jungen.
4. Schaffung günstiger Atmungsbedingungen für Eier und Junge durch Sauerstoffausscheidung.

Die Brutpflege des Männchens läßt sich, abgesehen von der Befruchtung, ebenfalls in vier Punkten anführen:

1. Bauen des Nestes aus *Cladophora*-Fäden (in der Regel an *Cystosira*-Thallen) und seine Erhaltung.
2. Bedecken der einzelnen abgelegten Eiermengen mit *Cladophora*-Büscheln.
3. Reinigen des Nestes durch Fächeln mit den Brustflossen.
4. Bewachen und Verteidigen des noch leeren wie auch des mit Eiern und Jungen besetzten Nestes.

Ergebnisse der morphologischen Untersuchungen.

Körperlänge und Körpergewicht.

Carus gibt als Maximalgröße von *Crenilabrus ocellatus* Forsk. 12 cm an. Ich untersuchte 27 meist beim Nest gefangene, erwachsene Exemplare. Darunter waren 16 Männchen und 11 Weibchen, deren Maße in Tabelle 1 und 2 verzeichnet sind. Es sei darauf hingewiesen, daß ich die Fische erst im konservierten Zustand gemessen habe.

Die Männchen Nr. 1—10 bauten kein Nest, die Männchen Nr. 11—16 dagegen bauten und besaßen ein eigenes bzw. mehrere nacheinander gebaute Nester. Die ersten unterscheiden sich scharf von den zweiten, sowohl in der Körperlänge als auch im Körpergewicht (und durch das Fehlen eines Hochzeitskleides).

Aus diesen Tabellen ergibt sich: Von den 27 untersuchten Exemplaren hat das größte eine Körperlänge von 101 mm. Es war ein Männchen, welches 12 g wog.

Tabelle 1. Männchen.

Nr.	Körperlänge in mm	Körpergewicht in g (etwa)	Fundort	Fangmonate 1928	Anmerkungen
1.	62	4	Martinšćica-Bucht	VII	Testes funktionslos
2.	63	3	»	VIII	» »
3.	69	5	»	VII	Ausgeweidet
4.	70	4	»	»	Testes stark entwickelt
5.	71	5	»	»	» » »
6.	75	7	»	»	Testes funktionslos
7.	76	5	»	»	Testes stark entwickelt
8.	76	5	»	»	» » »
9.	77	6	»	»	» » »
10.	82	7	»	»	» » »
11.	92	10	»	»	» » »
12.	95	10	»	»	» » »
13.	96	11	»	»	In den macerierten Eingeweiden wurden Eier einer anderen Fischart gefunden
14.	97	13	»	»	Testes stark entwickelt
15.	100	13	»	»	» » »
16.	101	12	»	»	» » »

Tabelle 2. Weibchen.

Nr.	Körperlänge in mm	Körpergewicht in g (etwa)	Fundort	Fangmonate 1928	Anmerkungen
1.	54	2	Martinšćica-Bucht	VII	Ovarien voll Eier
2.	66	4	»	»	» » »
3.	68	5	»	»	» » »
4.	70	4	Biograd	3. VIII 1927	» » »
5.	70	5	Martinšćica-Bucht	VIII 1928	» » »
6.	71	4	»	VII	» » »
7.	71	5	»	»	» » » (Abb. 3)
8.	72	6	»	»	» » »
9.	74	6	»	»	» » »
10.	78	5	»	»	» » »
11.	81	6,5	»	»	Ovarien etwa 0,3 g schwer, mit etwa 5800 Eiern

Geschlechtsunterschiede.

Die Tabellen zeigen auch, daß die Längen und Gewichte der erwachsenen Männchen und Weibchen bis zu bestimmten Maßen übereinstimmen (vgl. Männchen Nr. 1—10 und Weibchen Nr. 1—11); aber eine scharfe Trennungslinie ist zwischen den Weibchen und jenen Männchen zu ziehen, welche nachweislich Nester gebaut hatten (vgl. Männchen Nr. 11—16). Eine ähnliche Trennung besteht auch zwischen den nicht nestbauenden und den nestbauenden Männchen:

Das größte und schwerste aller Weibchen	Körperlänge 81 mm,	Gewicht 6,5 g
Das größte und schwerste aller nicht nestbauenden Männchen	» 82 »	» 7 g
Das kleinste und leichteste der nestbauenden Männchen . .	» 92 »	» 10 g

Die Unterscheidung der Geschlechter nach Körperlänge und Gewicht ist also nur zum Teil durchführbar. Das gleiche gilt hinsichtlich der Färbung, denn diese ist nur bei den nestbauenden Männchen eine

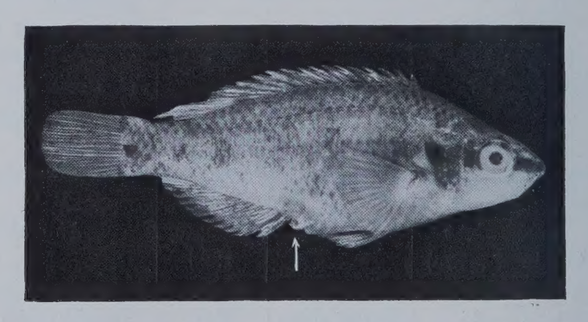


Abb. 3. *Crenilabrus ocellatus* FORSK. Weibchen (nat. Gr.; der Pfeil deutet auf die Genitalpapille).

charakteristische (Hochzeitskleid!): Im Juli und August, in welchen Monaten ich meine Beobachtungen anstellen konnte, waren diese Männchen — im großen und ganzen — bläulich olivengrün gefärbt; die Bauchflossen und die unpaaren Flossen trugen hellblaue Flecken, in der gleichen Farbe war auch die Ventralseite vom Kinn bis zu den Bauchflossen angehaucht. Kleinere Einzelheiten in der Färbung und Zeichnung sind nur an Hand des lebenden Objektes zu präzisieren. Ein Merkmal beider Geschlechter ist ein dunkler Fleck in der hinteren Ecke des Operculums, der bei nestbauenden Männchen besonders deutlich von konzentrischen, abwechselnd roten und blauen Streifen um-

säumt wird. Bei konservierten Individuen bleichen natürlich die Farben (besonders die rote) stark aus.

Als sicherstes äußeres Unterscheidungsmerkmal der Geschlechter ist meiner Ansicht nach die knapp hinter der Analöffnung gelegene, einige Millimeter hohe Genitalpapille beim Weibchen anzusehen, die beim Männchen gänzlich fehlt. An ihrer Spitze liegt die Geschlechtsöffnung. Die Papille ist weißlich, nur an ihrer Basis ist sie in Form eines nach vorne offenen Halbringes bläulichschwarz gefärbt. Da jedoch die Papille normalerweise mit ihrer hinteren Fläche dem Körper anliegt, sieht man von diesem Halbring zuerst nur je einen dunklen Fleck auf beiden Seiten, der auch an konserviertem Material nicht ausbleicht (siehe Abb. 3. — Die in meiner Mitteilung über den Nestbau von *Crenilabrus ocellatus* Forsk. enthaltene Abb. 2 ist insofern ungünstig photographiert, als die Genitalpapille im Bild nicht zu erkennen ist; darum bringe ich hier eine neue Aufnahme, die in dieser Hinsicht besser gelang).

Ovarien und Eier.

Die Eier sind kugelig und haben einen Durchmesser von etwa 0,627 mm (an konservierten Stücken gemessen, die bereits Embryonen enthielten, siehe Abb. 1). Sie haften mittels ihrer klebrigen Hülle einzeln an den *Cladophora*-Fäden.

Die Ovarien sind vorne deutlich als zwei getrennte Säcke, ein linker und ein rechter, zu erkennen, von denen jeder an seinem Mesovarium hängt. Die hinteren Teile dieser Säcke verschmelzen. Die Andeutung einer Trennung ist hier in Gestalt eines lediglich oberflächlichen, dorsal und ventral angelegten Bindegewebsbandes vorhanden. Die Mesovarien begegnen sich gleichfalls und sind schließlich zu einem mittleren verschmolzen.

Jedes der elf untersuchten Weibchen trug Eier verschiedenster Größe und Reife in den Ovarien. Beim größten Weibchen — mit einer Länge von 81 mm und einem Gewicht von 6,5 g — wogen die mit Eiern gefüllten Ovarien zusammen etwa 0,3 g, somit etwa $^1/_{21}$ des Gesamtkörpergewichtes. Sie enthielten etwa 5800 verschieden große und reife Eier, von mit freiem Auge kaum sichtbaren bis zu ablagefertigen. Dieser Ungleichmäßigkeit der Eier beim Weibchen entspricht die langdauernde individuelle Laichzeit, wie auch die partienweise Ablage in verschiedene Nester. Überdies lassen die später behandelten Schuppenuntersuchungen die Annahme zu, daß die Eiablage innerhalb einer Laichzeit mitunter in getrennten Perioden (bis drei) stattfinden kann.

Wieviel Eier von einem Weibchen im Laufe einer Laichzeit oder eines Jahres zur Ablage gelangen, ist deshalb nach Zählungen in den Ovarien nicht feststellbar. Ich konnte die Anzahl der in einem Nest befindlichen Eier nicht genau ermitteln; aber nach stellenweisen Zählungen könnte man die Gesamtanzahl beiläufig auf etwa 1000 Stück schätzen. Die Menge der von mehreren Weibchen in ein Nest abgelegten Eier ist aber zweifellos beträchtlicher, da, wenn schon nicht andere Umstände einen Verlust herbeiführen, immerhin eine Anzahl Eier von den Weibchen selbst aufgefressen wird. Die Menge der in ein Nest abgelegten Eier ist im Vergleich mit den Verhältnissen bei Fischen ohne Brutpflege sehr gering und muß um so kleiner erscheinen, wenn man in Betracht zieht, daß es sich um Eipartien vieler Weibchen handelt. Da aber *Crenilabrus ocellatus* Forsk., wie schon früher gesagt, in der seichten und steinigen Litoralzone neben *Crenilabrus pavo* C. V. als die am zahlreichsten vertretene Labridenart zu bezeichnen ist, dürfte dies, wenigstens zum Teil, als eine Auswirkung der Brutpflege anzusehen sein.



Abb. 4. *Crenilabrus ocellatus* Forsk. Ein Junges im Augenblick des Ausschlüpfens (nat. Gr. des Jungen 1,97 mm).

Jungfische.

Im Moment des Ausschlüpfens — die leere Eischale bleibt auch weiter an der *Cladophora* hängen (Abb. 1) — haben die Jungfische eine Körperlänge von etwa 1,97 oder rund 2 mm (Abb. 4). Sie sind langgestreckt, die Schwanzflosse ist noch diphycerk und durch einen einheitlichen Flossensaum mit der Rückenflosse und Afterflosse verbunden. Die Brustflossen sind deutlich ausgebildet, die Bauchflossen hingegen noch nicht als solche zu erkennen. Der Dottersack springt wenig vor. Der Kopf mit den großen, schwarzbraun pigmentierten Augen ist breiter als der übrige Körper, dessen maximale Breite (in der Halsregion) etwa 0,22 mm beträgt. An der Körperseite verlaufen in der Längsrichtung vereinzelte Melanophoren. Abb. 5 zeigt ein etwas vorgeschritteneres Stadium.

Ergebnisse der Schuppenuntersuchungen.

(Alle Messungen wurden in der Symmetrieachse der Schuppe ausgeführt.)

An den Schuppen beider Geschlechter sind alternierend Winter- und Laichzeitringe festzustellen. Erstere zeichnen sich dadurch aus, daß sie eine deutliche Grenze bilden, an deren Innenrand die Wachstumszone mit sehr engen, dicht gedrängt liegenden Zuwachsstreifen endet (Abschluß einer Wachstumsperiode mit dem Eintreten des Winters), während außerhalb des Ringes die neue Wachstumszone mit relativ breiten Zuwachsstreifen beginnt (Anfang einer Wachstumsperiode mit Eintritt des Frühjahrs). Für die Laichzeitringe ist dagegen die Tatsache charakteristisch, daß die ersten Zuwachsstreifen in der äußeren Wachstumszone niemals breiter sind als die letzten Streifen der inneren, ja sogar in den meisten Fällen ausgesprochen schmäler (Abb. 6 und 9).



Abb. 5. *Crenilabrus ocellatus* FORSK. Jungfisch (nat. Gr. etwa 2,5 mm).

Ehe ich zu weiteren Ausführungen übergehe, möchte ich nochmals betonen, daß alle in den oben wiedergegebenen Tabellen verzeichneten und von mir untersuchten Exemplare im Juli des Jahres 1928 in der Martinšćicabucht bei Sušak gefangen wurden, ausgenommen das Männchen Nr. 2 und das Weibchen Nr. 5, die ich im August am gleichen Ort einsammelte, und das Weibchen Nr. 4, das ich ebenfalls im August, aber im Jahre 1927 und in Biograd fing. Somit stammen die meisten aus dem selben Monat und vom nämlichen Ort. — Außer bei den Männchen Nr. 1, 2, 3 und 6, lassen sich bei allen Männchen und Weibchen (selbst bei den Weibchen Nr. 4 und 5) deutlich zwei Winterringe nachweisen, die auch ein gemeinsames Geburtsjahr bedeuten. Es ist folglich bei der Mehrzahl der untersuchten Tiere eine besondere Einwirkung verschiedener Örtlichkeiten, Jahre usw. nicht eingetreten (aber auch die nicht im Juli 1928 in Martinšćica gefangenen Exemplare stören keineswegs die unten dargelegten Resultate). Daß ich — außer den Jungfischen — keine Tiere unter einem Lebensjahr sammeln konnte, hängt mit der Fangart und den Fangplätzen zusammen. Ich konnte nämlich erstens sämtliche Fische nur mit der Angel fangen, welche, trotzdem

sie sehr klein war, doch nur gestattete, Tiere von einer bestimmten Größe aufwärts zu bekommen. Als Köder verwendete ich dabei: entweder einen Polychäten oder eine *Orchestria* oder *Ligia* oder ein Stückchen von *Monodonta* oder *Patella* und dergleichen. Zweitens fing ich die Fische meist dicht bei den Nestern, wo sie stets am sichersten anzutreffen sind, aber wo sich selbstverständlich in der Hauptsache nur laichende Individuen aufhalten, also solche, die bereits ein gewisses Alter erreicht haben.

Es scheint mir hier nicht überflüssig, darauf hinzuweisen, daß die Tiere während ihrer langdauernden Laichzeit mit der Nahrungsaufnahme nicht aussetzen. Sobald man einen Köder in die Nähe des Nestes bringt, unterbrechen alle ihre Beschäftigung und es entsteht augenblicklich ein lebhaftes Gedränge um den Bissen. In den Eingeweiden des Männchens Nr. 13 fand ich auch gekapselte, ovale Eier einer anderen Fischart.

Bei der Mehrzahl aller Individuen — mit Ausnahme der erwähnten Männchen Nr. 1, 2, 3 und 6 — war, vom Schuppenkern an nach außen gezählt, nachstehende Reihenfolge der Ringe zu beobachten:

1. Der erste Winterring (Abb. 6, 1, vgl. immer Abb. 9), der die unmittelbar um den Kern gelegene Wachstumszone (*a*) begrenzt und der Wachstumsperiode vom Ausschlüpfen bis zum ersten Winter entspricht; diese Zone zeigt an ihrer Peripherie sehr schmale, dicht gedrängte Zuwachsstreifen, der Ring selbst (1) repräsentiert die gesamte Winterperiode und ist auch bei den Männchen Nr. 1, 2, 3 und 6 vorhanden.

2. Der erste Laichzeitring (*I*), der die Wachstumszone *a* vom Beginn des Frühjahrs bis zum ersten Laichen einschließt; diese Zone besitzt anfänglich sehr breite Zuwachsstreifen (weitaus breiter als die Endstreifen der vorhergehenden), die sich dann allmählich einander nähern; der Ring selbst (*I*) stellt die Laichzeitperiode dar.

3. Der zweite Winterring (2), der die Wachstumszone *b* umfaßt, die der Wachstumsperiode im Herbst, vom Ende der ersten Laichzeit bis zum Winter entspricht; diese Zone trägt Zuwachsstreifen, die schon anfangs enger sind als die letzten Streifen der früheren Zone und sich peripheriewärts mehr und mehr aneinanderdrängen; der Ring selbst (2) bedeutet den zweiten Winter.

4. Schließlich der Schuppenrand (*II*), der nichts anderes als wieder ein Laichzeitring ist, denn alle zweijährigen Tiere sind ja gerade während der Laichzeit gefangen worden, was sich nicht nur aus der beobachteten Beschäftigung der Fische beim Nest, sondern auch anatomisch aus dem Zustand der Gonaden ergibt; die von diesem Ring ein-

geschlossene Zone (β) stellt — wie die Wachstumszone α — die Wachstumsperiode vom Frühjahrsbeginn bis zur Laichzeit dar und zeigt auch eine ähnliche Zusammensetzung in den Zuwachsstreifen: diese sind, insbesondere innen, durch weitaus breitere Zwischenräume als die letzten Steifen der vorhergehenden Zone getrennt.

Daraus resultiert folgendes: mit Ausnahme der Männchen Nr. 1, 2, 3 und 6 haben alle Männchen und Weibchen, trotz der Verschieden-

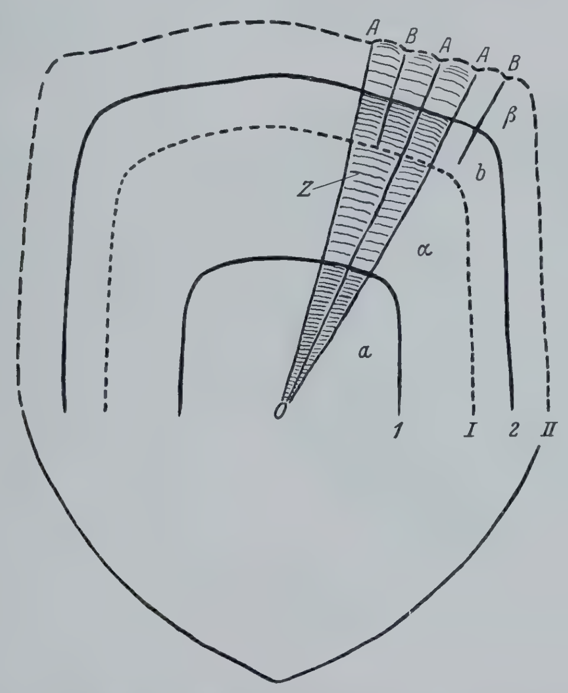


Abb. 6. Schuppe des zweijährigen nestbauenden Männchens Nr. 16 (schematisch). *O* Schuppenkern, *A* primäre Radiärstrahlen, *B* sekundäre Radiärstrahlen, *a* erste Wachstumszone (vom Ausschlüpfen bis zum Beginn des ersten Winters), *1* erster Winterring, α zweite Wachstumszone (vom Beginn des ersten Frühjahrs bis zum Beginn des ersten Laichens), *I* erster Laichzeitring, *b* dritte Wachstumszone (vom Ende des ersten Laichens bis zum Beginn des zweiten Winters), *2* zweiter Winterring, β vierte Wachstumszone (vom Beginn des zweiten Frühjahrs bis zum Beginn des zweiten Laichens), *II* Schuppenrand, zugleich zweiter Laichzeitring, *Z* Zuwachsstreifen.

heiten in Körperlänge und Gewicht, das gleiche Alter an Jahren, d. h. sie sind alle ungefähr 2 volle Jahre alt. Die Größe der Exemplare ist somit kein absolutes Kriterium für die Bestimmung ihres Alters, selbst wenn sie unter den selben Bedingungen aufgewachsen sind. Wenn man die geschilderten individuellen Größenunterschiede im Auge behält und bedenkt, daß das größte der mir vorliegenden Exemplare um nicht mehr als 19 mm hinter den von Carus (nur in Metern) angegebenen Maßen

zurückbleibt, so kann auf Grund meines Materials mit großer Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß die Tiere den dritten Winter nicht erleben (oder zumindest nicht überleben), sondern daß ihr Lebenscyclus nach dem letzten Laichen im 2. Lebensjahr beendet ist. Die Lebensdauer von *Crenilabrus ocellatus* Forsk. wäre somit ungefähr zwei volle Jahre.

Ferner ergibt sich aus den Schuppenuntersuchungen, daß die Tiere bereits 1 Jahr nach dem Ausschlüpfen zum ersten Male laichen. Daß der Schuppenrand bei meinem Material in den meisten Fällen eine zweite Laichzeit bedeutet, haben wir oben erwähnt.



Abb. 7. Schuppe eines nestbauenden Männchens (Nr. 16) von *Crenilabrus ocellatus* Forsk. Es sind zwei Winterringe und dazwischen ein Laichzeitring zu sehen; der Schuppenrand bedeutet einen zweiten Laichzeitring.

Für den ersten Laichzeitring ist es charakteristisch, daß mit ihm oder unmittelbar nach ihm meistens die Bildung sekundärer Radiärstrahlen beginnt (Abb. 6, *B* und Abb. 8 und 10), während die primären vom Schuppenkern ausgehen (Abb. 6, *A*). Die sekundären Radiärstrahlen sind somit bei der Untersuchung ein guter Wegweiser zum Auffinden des ersten Laichzeitringes. Sie ziehen durch den zweiten Winterring — an dem keine neuen Strahlen entspringen — bis an den Schuppenrand.

Die Männchen Nr. 1, 2, 3 und 6 sind um 1 Jahr jünger als alle übrigen Tiere, bei Nr. 1, 3 und 6 ist schon ein Laichzeitring zu sehen, bei Nr. 2 ist noch keiner mit Sicherheit erkennbar; dieses letzterwähnte Exemplar besitzt auch, wie die anderen einjährigen, keine ausgebildeten Hoden.

Nur selten findet man zwei Laichzeitringe zwischen den beiden Winterringen oder nach dem zweiten Winterring. Letzteres war bei dem größten Weibchen, Nr. 11, der Fall, dessen Ovarium mit Eiern gefüllt war, weshalb auch der Schuppenrand als ein weiterer, vierter Laichzeitring angesprochen werden muß. Sofern diese überzähligen Ringe als Laichzeitringe angesehen werden dürfen, würde dies bei diesen Individuen als Zeichen einer Eiablage in mehreren getrennten Phasen,

so vielen, als Ringe vorhanden sind, aufzufassen sein. Innerhalb der Laichzeit der Art würden somit bei diesen Ausnahmefällen mehrere Individuallaichzeiten auftreten. Vielleicht lassen sich diese Verhältnisse noch besser in der Weise kennzeichnen, daß man von einer durch zwei Wachstumsperioden unterbrochenen Laichzeit spricht. Mit dieser Auffassung würde auch die besondere Größe des Weibchens Nr. 11 eine Erklärung finden.

Als Ergebnis der komparativen Behandlung der relativen und absoluten Schuppenmaße sind folgende Regelmäßigkeiten festzustellen:

Obwohl ein Vergleich der absoluten Schuppenmaße wegen der Größenunterschiede der Schuppen eines und desselben Individuums kaum durchführbar ist, konnte ich bei der vergleichenden Betrachtung größerer Schuppen konstatieren, daß die zweite Wachstumszone (α in Abb. 6) bei den nestbauenden Männchen (das sind solche mit einer Körperlänge über 90 mm und einem Gewicht über 10 g) immer absolut breiter als die entsprechende Zone der Weibchen und anderer, kleinerer Männchen ist. Das trifft auch dann zu, wenn das Gesamtausmaß der Schuppe des kleineren Männchens (z. B. bei Männchen Nr. 8) die Gesamtgröße der Schuppe des nestbauenden großen Männchens (z. B. Nr. 12) übertrifft.



Abb. 8. Schuppe eines nicht nestbauenden Männchens (Nr. 8) von *Crenilabrus ocellatus* FORSK. Es sind zwei Winterringe und dazwischen ein Laichzeitring zu sehen; der Schuppenrand bedeutet einen zweiten Laichzeitring; am ersten Laichzeitring entspringen neun sekundäre Radiärstrahlen.

Die nestbauenden Männchen sind also, abgesehen von der Sonderstellung, die sie in bezug auf die Körperlänge und das Gewicht einnehmen, auch durch eine besondere absolute Breite der zweiten Wachstumszone (α), deren Minimum etwa 0,64 mm beträgt (Männchen Nr. 12) ausgezeichnet. (Bei den Männchen Nr. 14 und 16 mißt diese Zone 0,80 mm, bei den drei übrigen 0,96 mm.) Die maximale Breite dieser Wachstumszone bei nicht nestbauenden zweijährigen Männchen beträgt nur 0,48 mm (Männchen Nr. 5, 8 und 10); bei einem Weibchen (Nr. 8) wird jedoch eine extreme Breite erreicht, die mit dem Minimalmaß bei nestbauenden Männchen annähernd übereinstimmt. Das Maximum der

Breite der zweiten Wachstumszone bei den Weibchen berührt also in einem Fall das Minimum bei den nestbauenden Männchen, übergreift aber diese Grenze nicht.



Abb. 9. Vergrößerter Ausschnitt der in Abb. 7 dargestellten Schuppe.
Man beachte die verschiedenen Abstände der Zuwachsstreifen (vgl. die schematische Abb. 6).

Die beiden äußeren Wachstumszonen (*b* und β) und die gesamte Größe der Schuppen geben weder beim Vergleich der absoluten Werte, noch bei dem der relativen brauchbare Resultate, außer daß die Schuppen bei nestbauenden Männchen im allgemeinen eine erheblichere

absolute Gesamtgröße als bei nicht nestbauenden und bei Weibchen zeigen. Auch die erste Wachstumszone (a) läßt sich als absoluter Wert allein nicht komparativ verwenden, aber aus ihrem relativen Wert in

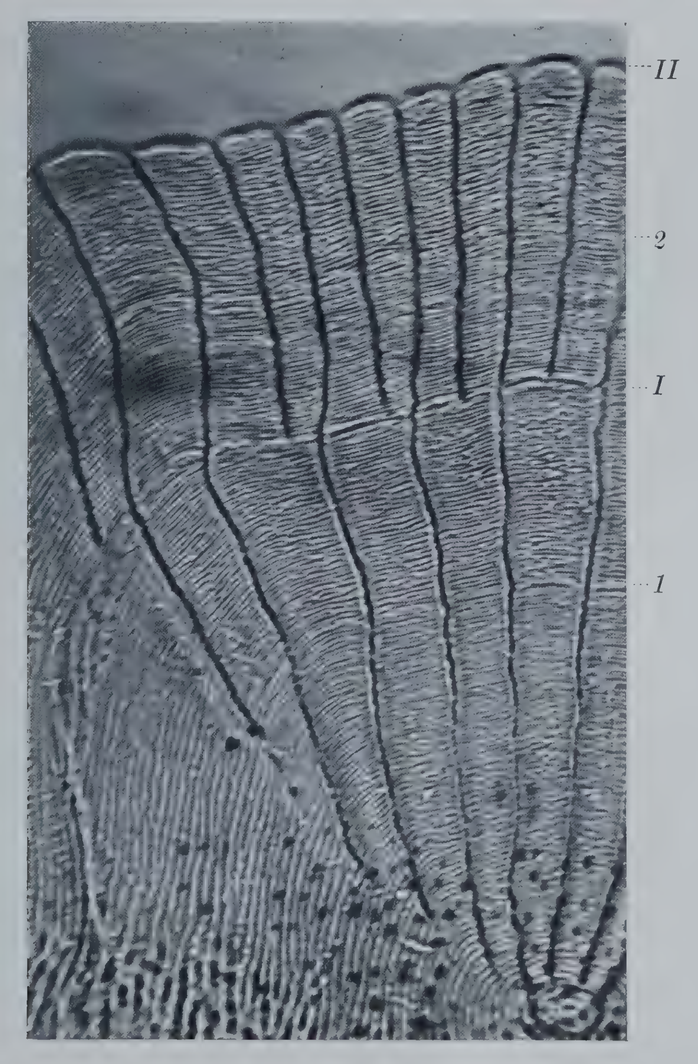


Abb. 10. Vergrößerter Ausschnitt der in Abb. 8 dargestellten Schuppe. Man beachte die verschiedenen Abstände der Zuwachsstreifen (vgl. die schematische Abb. 6).

bezug auf die zweite Zone (α, also $a : \alpha$) zusammen mit der Summe der absoluten Werte dieser beiden Zonen ($a + \alpha$) erhält man einen sicheren Anhaltspunkt, um eine größere Schuppe in allen Fällen unter Ausschluß jedes Zweifels zu bestimmen: an Hand dieser Werte ist es nämlich

möglich, mit Sicherheit zu entscheiden, ob eine Schuppe von einem nestbauenden Männchen stammt oder nicht. Es ist somit notwendig, die Relation $a : \alpha$ und die absolute Breite $a + \alpha$ festzustellen. $a + \alpha$ be-

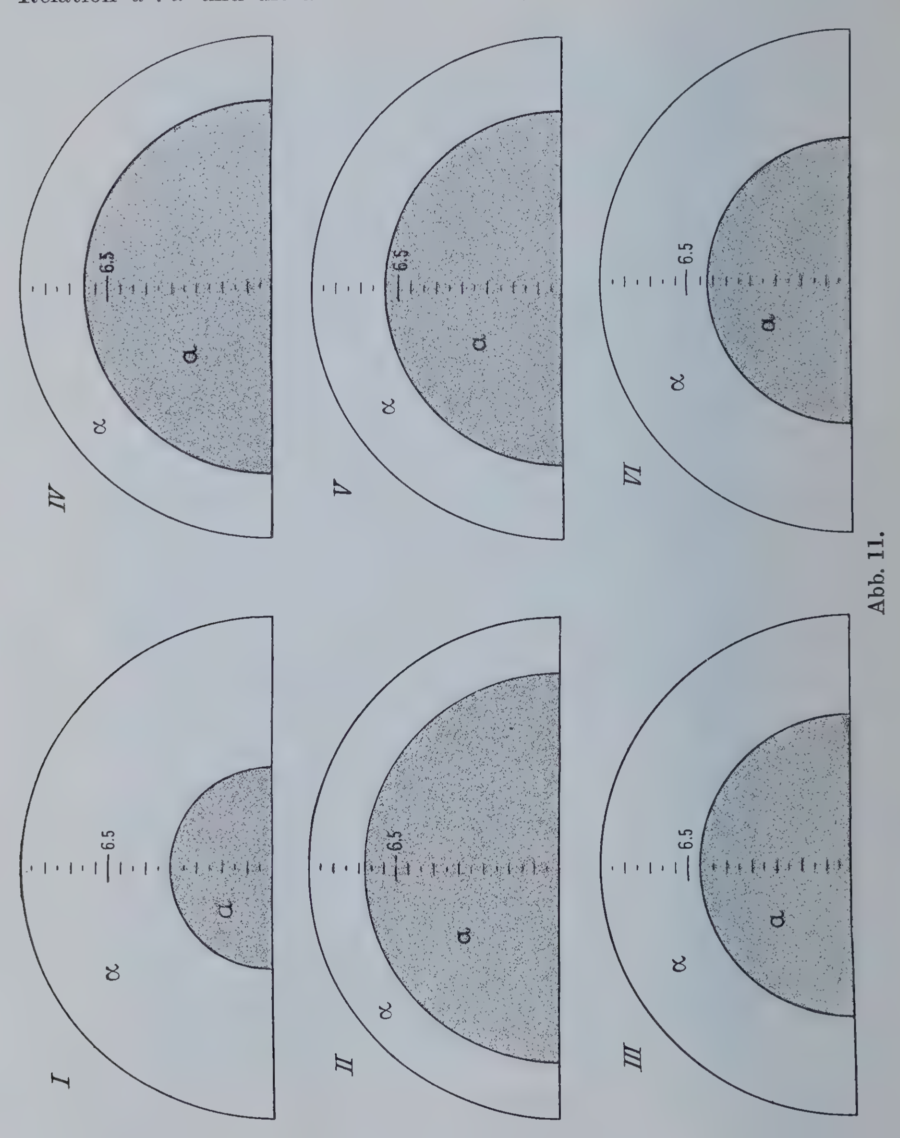


Abb. 11.

trägt bei nestbauenden Männchen im Minimum 1,6 mm (Männchen Nr. 15; das Maximum, 1,92 mm, wird vom Männchen Nr. 13 erreicht).

Um die relativen Beziehungen anschaulich darstellen zu können, mußte ich natürlich die absoluten Werte völlig ausschalten. Zu diesem

Zweck reduzierte ich alle absoluten Schuppenwerte auf einen gemeinsamen Maßstab, den ich in 10 Einheiten teilte (Abb. 11). Auf diese Weise kam ich zu dem Ergebnis, daß in der Relation

$$a : (a + \alpha) = x : 10$$

bei nestbauenden Männchen die Größe x (d. h. die Breite der Zone a) den Wert von 6,5 Einheiten nie überschreitet, ja sogar niemals ganz erreicht. Das Maximum kommt beim Männchen Nr. 12 vor und beträgt dort etwa 6,4 (das Minimum $x = 4$ ist beim Männchen Nr. 15 nachzuweisen [siehe Abb. 11, *I*]).

Bei dem nicht nestbauenden Männchen Nr. 5 (Abb. 11, *III*) und bei vielen Weibchen (Nr. 1, 2, 5, 7, 8 [Abb. 11, *VI*] und 9) wird der Wert $x = 6,5$ zwar auch nicht erreicht, aber bei allen diesen Tieren ist dann die absolute Größe $a + \alpha$ kleiner als 1,6 mm, welches die Minimalgröße bei den nestbauenden Männchen darstellt. Wenn dagegen bei zwei Weibchen (Nr. 6 [Abb. 11, *V*] und 10) der absolute Wert $a + \alpha$ bis etwa 1,6 mm steigt, so ist in diesen Fällen in der oben aufgestellten Relation der Wert x größer als 6,5, was bei nestbauenden Männchen niemals eintritt.

Kurz zusammengefaßt: nur bei nestbauenden Männchen ist gleichzeitig der absolute Wert $a + \alpha =$ mindestens 1,6 mm und der relative Wert x in der Relation $a : (a + \alpha) = x : 10$ geringer als 6,5 (Abb. 11, *I*; vgl. auch den normalen Fall bei nicht nestbauenden Männchen, Abb. 11, *II*, und bei einer Anzahl Weibchen, Abb. 11, *IV*).

Die Schuppen der nicht nestbauenden (kleineren) Männchen sind von den Schuppen der Weibchen nicht zu unterscheiden, wie sich auch die Tiere selbst nach Körperlänge und Gewicht nicht differenzieren lassen. Die nicht nestbauenden Männchen kann man äußerlich, wie schon erwähnt, lediglich am Fehlen der Genitalpapille mit Sicherheit erkennen.

Beim Männchen Nr. 2 scheint das Wachstum der Zone α noch nicht abgeschlossen zu sein, und in der Proportion $a : (a + \alpha) = x : 10$ ist

Erklärung zu nebenstehender Abb. 11.
Schematische Darstellung der relativen Werte der beiden ersten Wachstumszonen.

I (Männchen Nr. 15) $a + \alpha = 1,6$ mm
$a : (a + \alpha) = 4 : 10$; nestbauend.
II (Männchen Nr. 4) $a + \alpha = 1,44$ mm
$a : (a + \alpha) = 7,75 : 10$; nicht nestbauend.
III (Männchen Nr. 5) $a + \alpha = 1,2$ mm
$a : (a + \alpha) = 6 : 10$; nicht nestbauend.
IV (Weibchen Nr. 11) $a + \alpha = 1,28$ mm
$a : (a + \alpha) = 7,5 : 10$.
V (Weibchen Nr. 6) $a + \alpha = 1,6$ mm
$a : (a + \alpha) = 7 : 10$.
VI (Weibchen Nr. 8) $a + \alpha = 1,44$ mm
$a : (a + \alpha) = 5,75 : 10$.
(Nähere Erklärung im Text.)

das x schon unter den Wert 6,5 gesunken. Wenn also dieses einjährige Männchen im Laufe der Wachstumsperiode α tatsächlich nicht gelaicht hat — ich nehme nämlich auch die umgekehrte Möglichkeit an, d. h. daß das Tier gelaicht hat, aber daß hiervon keine Spur in Form eines Laichzeitringes im Bereich der Zone α zurückgeblieben ist —, dann hatte es noch Aussicht, sich im darauffolgenden Jahr zu einem nestbauenden Männchen zu entwickeln; das Männchen dürfte nur in dem Jahre, in welchem es gefangen wurde, nicht so schnell zum Laichen kommen (z. B. erst im September), wodurch verhindert würde, daß es den absoluten Wert $a + \alpha =$ mindestens 1,6 mm erreicht (den es noch nicht besitzt).

Der absolute Wert $a + \alpha =$ mindestens 1,6 mm ist der Ausdruck einer für die nestbauenden Männchen im ersten Lebensjahr unerläßlichen Körperlänge. Wir können somit auf Grund einer Schuppenuntersuchung schon zu Beginn der ersten Laichzeit eines einjährigen Männchens mit voller Bestimmtheit voraussagen, ob es im nächsten Jahr ein nestbauendes wird oder nicht. Hat aber das Männchen schon vor Beginn seiner ersten Laichzeit die absoluten und relativen Schuppenmaße $a + \alpha > 1{,}6$ mm und $x < 6{,}5$ überschritten bzw. erreicht, so sind wir schon in diesem Zeitpunkt in der Lage, seine Entwicklung zu einem im nächsten Jahre nestbauenden Männchen zu prophezeien.

Wir sehen also, daß es zwei Gruppen Männchen gibt:

1. Solche, die im Jahre nach dem Ausschlüpfen (im 1. Lebensjahr) bei Beginn des Laichens eine Körperlänge aufweisen, bei welcher die Summe der Wachstumszonen $a + \alpha =$ mindestens 1,6 mm beträgt und überdies der Wert x in der Proportion der Wachstumszonen $a : (a + \alpha) = x : 10$ die Zahl 6,5 nicht erreicht; diese Männchen betätigen sich nur in der Laichzeit ihres 1. Lebensjahres als »outsider der Befruchtung« in den Nestern der zweijährigen, nestbauenden Männchen, aber im 2. Lebensjahr haben sie bei Eintritt der Laichzeit eine Körperlänge von mindestens 92 mm und ein Gewicht von mindestens 10 g erlangt, tragen ein Hochzeitskleid, bauen ein eigenes bzw. mehrere Nester und üben die früher beschriebene Brutpflege aus.

2. Solche Männchen, die im Jahre nach dem Ausschlüpfen (im 1. Lebensjahr) bei Beginn des Laichens eine Körperlänge aufweisen, bei welcher die Summe der Wachstumszonen $a + \alpha =$ immer weniger als 1,6 mm beträgt und überdies der Wert x in der Proportion der Wachstumszonen $a : (a + \alpha) = x : 10$ die Zahl 6,5 überschreitet; diese Männchen bauen in ihrem ganzen zweijährigen Leben niemals ein Nest, sondern sind in beiden Jahren »outsider der Befruchtung« in den

Nestern der nestbauenden Männchen; sie erreichen *niemals* eine Körperlänge von 92 mm und ein Gewicht von 10 g (das größte mir vorliegende Exemplar war 82 mm lang und 7 g schwer) und tragen auch nicht das typische Hochzeitskleid.

Hieraus ergibt sich, daß große, nestbauende Männchen keineswegs älter sein müssen als kleine, nicht nestbauende und daß auch bei den kleineren Exemplaren die Körpergröße kein positiver Ausdruck des Alters ist, selbst wenn die Tiere im gleichen Jahr ausschlüpfen und am gleichen Ort aufwachsen. Jedes Individuum zeigt eine eigene, individuelle Wachstumsgeschwindigkeit, so daß z. B. das zweijährige Männchen Nr. 4 kleiner als das einjährige Nr. 6 ist.

Im allgemeinen gilt als Regel, daß der relative Wert a bei den nestbauenden Männchen, wie erwähnt, in bezug auf $a + \alpha$ kleiner ist als das a bei den nicht nestbauenden. Mit anderen Worten: die großen, nestbauenden Männchen sind vom Zeitpunkt des Ausschlüpfens bis zum ersten Winter *verhältnismäßig weniger*, vom Winterende bis zum ersten Laichen jedoch *stärker* gewachsen als die kleinen nicht nestbauenden, die umgekehrt vom Ausschlüpfen bis zum ersten Winter *verhältnismäßig stärker*, vom Ende des Winters bis zur ersten Laichzeit *weniger* gewachsen sind. Auch der absolute Wert a der nestbauenden Männchen wird von den nicht nestbauenden häufig übertroffen, der absolute Wert α dagegen niemals.

Zur Erklärung dieser Erscheinungen könnte eine Annahme dienen, die sehr viel Wahrscheinlichkeit besitzt. Wie schon gesagt, wurde der Beginn der Laichzeit von Graeffe mit März, von Lo Bianco mit April angegeben, ich selbst konnte das Laichen noch Ende August beobachten. Es geht somit während eines Zeitraumes von etwa $^1/_2$ Jahr vor sich. Da jedes Individuum vom Augenblick des Ausschlüpfens bis zur Erlangung der Geschlechtsreife eine gewisse Zeit braucht, ist es nun wahrscheinlich, daß die z. B. am Ende der Laichzeit ausgeschlüpften Jungen im darauffolgenden Jahr später geschlechtsreif werden und später laichen als jene, die bereits am Anfang der Laichzeit ausschlüpften, also mitunter bis zu etwa $^1/_2$ Jahr älter sind. Je früher ein Tier während einer Laichzeit ausschlüpft, desto früher kann es im nächsten Jahr zu laichen beginnen und vice versa. Mit dem Eintritt in die Laichzeit wird, wie das Auftreten eines Laichzeitringes beweist, das Wachstum des Fisches unterbrochen, gleichgültig welche absolute Körpergröße das Individuum zu dieser Zeit erreicht hat.

Eine *relativ* breite Wachstumszone a, wodurch in der Proportion $a : (a + \alpha) = x : 10$ das x größer als 6,5 wird und demgemäß die Wachs-

tumszone α relativ schmal ist, bedeutet, daß der betreffende Fisch im vorhergehenden Jahr früh zum Ausschlüpfen kam. Er besitzt eine relativ breite Wachstumszone a, weil er früh ausschlüpfte (z. B. schon im April) und darum bis zum ersten Winter viel Zeit zum Wachsen hatte; seine Wachstumszone α ist dagegen relativ schmal, weil er als früh ausgeschlüpftes, also älteres Männchen im darauffolgenden Frühjahr zeitig zu laichen begann und damit sein Frühjahrswachstum schon nach kurzer Dauer einstellte.

Daraus resultiert das bemerkenswerte Sachverhältnis, daß die großen, zweijährigen, nestbauenden Männchen später zur Welt kamen, also eigentlich jünger sind, als ihre kleinen, zweijährigen, nicht nestbauenden Brüder. Gerade das späte Ausschlüpfen gibt den Tieren die Möglichkeit, eine beträchtlichere Körpergröße zu erlangen, weil sie dadurch nicht fähig sind, das Laichen früh zu beginnen, womit sie gezwungen wären, das Frühjahrswachstum abzubrechen. Die große Breite der Frühjahrszuwachsstreifen zeigt uns, daß gerade das Frühjahrswachstum das ausgiebigste ist. Diese aussichtsreichste Wachstumsperiode können nun die zeitig ausgeschlüpften Männchen, wegen der bald eintretenden Unterbrechung durch den frühen Laichzeitsbeginn, nicht ausnützen und bleiben kleiner; das Wachstum der großen, nestbauenden Männchen spielte sich jedoch unter den entgegengesetzten Bedingungen ab, die es ermöglichten, daß, abgesehen von ihrem sonstigen rascheren Körperwachstum, diese Männchen die für den Nestbau im kommenden Jahre entscheidende Körpergröße erreichten (die sich an der Schuppe mit $a + \alpha =$ mindestens 1,6 mm ausdrückt).

Im 2. Lebensjahr nestbauende Männchen können sich somit nur aus spät ausgeschlüpften Jungfischen entwickeln. Daraus wollen wir nicht den Schluß ableiten, daß sämtliche spät zur Welt gekommenen Männchen nestbauende werden müssen, sondern von diesen nur die zugleich auch rasch wachsenden. Zu dieser Einschränkung nötigt mich eine einzige Ausnahme, das Männchen Nr. 5, sofern dieses nicht einen anormalen Fall darstellt. Sonst könnte als Regel gelten, daß nicht nur aus keinem früh ausgeschlüpften Männchen ein nestbauendes werden kann, sondern daß sich aus allen spät ausgeschlüpften Männchen rasch wachsende und nestbauende entwickeln. Damit wären alle jene Männchen, die aus den in den ersten Laichzeitmonaten abgelegten Eiern stammen, zu kleinen, nicht nestbauenden, und alle jene, die aus den in den späten Laichzeitmonaten abgelegten Eiern ausschlüpfen, zu großen und nestbauenden prädestiniert.

Mit dem erwähnten Männchen Nr. 5 verhält es sich so, daß die Relation $a : \alpha$ jener der nestbauenden Männchen entspricht, aber der absolute Wert $a + \alpha$ das erforderliche Minimum von 1,6 mm nicht erfüllt. Es handelt sich also um ein spät ausgeschlüpftes und demzufolge spät zum Laichen gekommenes Männchen, welches deshalb die Möglichkeit hatte, ein nestbauendes zu werden, dessen langsames individuelles Wachstum es aber nicht zuließ, die dem Schuppenmaß $a + \alpha = 1{,}6$ mm entsprechende Körperlänge zu erreichen.

Von der individuellen Laichzeit kann man nicht sagen, daß sie desto früher endet, je früher sie beginnt. Die Dauer der Laichzeit ist vom Zeitpunkt des Eintrittes derselben unabhängig, und die Wachstumszonen b und β gestatten deshalb keine vergleichende Auswertung.

Die erste Laichzeit der zum Nestbau bestimmten Männchen ist natürlich kürzer als bei den anderen, weil sie spät beginnt, trotzdem aber mit dem Laichzeitende der ganzen Art abbricht.

Ich habe schon erwähnt, daß die Wachstumszone a der nestbauenden Männchen in ihrem absoluten Wert von der gleichen Zone der nicht nestbauenden häufig übertroffen wird, d. h. am Anfang des ersten Winters können die früh ausgeschlüpften Männchen durch ihr zwar langsames aber länger dauerndes Wachstum die spät ausgeschlüpften, wenn auch rasch wachsenden Männchen in der Körperlänge weit übertreffen (z. B. war das nicht nestbauende Männchen Nr. 4 zum angegebenen Zeitpunkt, wie die Schuppen beweisen, größer als das nestbauende Männchen Nr. 12). Aber während die ersteren im folgenden Frühjahr zurückbleiben, werden sie von den anderen eingeholt, welche das kritische Maß $a + \alpha =$ mindestens 1,6 mm erlangen und dadurch ihr Schicksal als nestbauende Männchen des nächsten Jahres besiegeln. Sofern der Fall des Männchens Nr. 5 als einzige Ausnahme vernachlässigt werden darf, hat der Satz volle Gültigkeit, daß das Schicksal eines Männchens im Hinblick auf die Art und Weise seiner Fortpflanzung im 2. Lebensjahr bereits im befruchteten Ei determiniert ist. Uns ist es jedoch erst nach etwa 1 Jahr, d. h. zu Beginn der ersten Laichzeit, möglich, auf Grund von Schuppenuntersuchungen eine Prognose zu stellen. Daß diejenigen nicht nestbauenden, kleinen Männchen, die am Anfang des ersten Winters eine absolut kleinere Wachstumszone a besitzen als manche nestbauenden, doch älter als diese sind, ergibt sich aus der geringen Breite ihrer Zone α. — Wie oben dargelegt, zeigen die früh ausgeschlüpften Männchen auch während der Wachstumsperiode, in welcher die Zone a gebildet wird, ein langsameres Wachstum als die spät zur Welt gekommenen, die im 2. Jahr ein Nest bauen werden. Ob es die

in den späteren Monaten der Laichzeit herrschenden jahreszeitlichen Bedingungen sind, die den Stimulator eines raschen Wachstums bei den in dieser Zeit ausgeschlüpften Männchen und den Determinator der für die nestbauenden Männchen charakteristischen Eigenschaften darstellen, — oder ob auch andere oder ausschließlich andere Ursachen das schnelle Wachstum und die Merkmale des nestbauenden Männchens bewirken, wäre nur auf Grund sorgfältiger Experimente im Aquarium zu entscheiden.

Aus komparativen Untersuchungen an der Schuppe der Weibchen ergab sich keine Gesetzmäßigkeit, wie auch makroskopisch, hinsichtlich Körpergröße, Gewicht und Ökologie, keine Trennung in Typen möglich ist. Alle elf Weibchen meines Materials sind zweijährig und bilden in bezug auf die Größe und das Gewicht eine beinahe gleichmäßig ansteigende Reihe.

Die Wachstumszone β erweist sich bei allen männlichen und weiblichen Individuen als von der Wachstumszone α des vorhergehenden Jahres unabhängig, d. h. bei jenen Tieren, die im 1. Jahre spät laichen, ist im 2. Jahre die gleiche Erscheinung nicht zu bemerken. Im 2. Lebensjahr findet bei allen Männchen und Weibchen ein gewisser Ausgleich hinsichtlich des Beginns der Laichzeit statt, und zwar im allgemeinen in der Richtung auf ein frühes Laichen.

Die von mir errechneten absoluten und relativen Schuppenmaße können natürlich bei Zugrundelegung eines größeren Untersuchungsmaterials geringfügige Veränderungen erfahren. Hierdurch werden aber die gefundenen Gesetzmäßigkeiten nicht hinfällig.

Zusammenfassung der hauptsächlichen Ergebnisse der morphologischen Untersuchungen.

Das sicherste äußere Unterscheidungsmerkmal der Geschlechter ist das Vorhandensein einer Genitalpapille beim Weibchen.

Entsprechend der lang dauernden individuellen Laichzeit sind die Ovarien eines Weibchens während der Laichzeit immer mit Eiern von verschiedenster Größe und Reife gefüllt.

Die abgelegten Eier messen etwa 0,627 mm im Durchmesser, die Jungfische besitzen beim Ausschlüpfen eine Körperlänge von 1,97 mm.

Die Tiere laichen als einjährige und nochmals als zweijährige; die erste Laichzeit wird von den im Vorjahr früh ausgeschlüpften Individuen früher begonnen als von den später ausgeschlüpften.

Die Lebensdauer von *Crenilabrus ocellatus* Forsk. beträgt aller Wahrscheinlichkeit nach nur 2 Jahre.

Gleichaltrige Tiere besitzen nicht die gleiche Körpergröße: unter den Männchen lassen sich nach Länge und Gewicht zwei Typen trennen, große Männchen, die ein Nest bauen und Brutpflege ausüben, und kleine, nicht nestbauende und nicht brutpflegende Männchen; die Weibchen sind nach Länge und Gewicht von der letztgenannten Gruppe von Männchen nicht zu unterscheiden.

Für die nestbauenden Männchen gelten folgende Charakteristika: Sie stammen aus Eiern, die in den späteren Laichzeitmonaten abgelegt wurden; sie wachsen rasch und übertreffen, auch wenn sie zu Beginn des ersten Winters kleiner sind als die früher ausgeschlüpften Männchen, diese vor dem ersten Laichen in der Größe, was hauptsächlich eine Folge des späten Eintretens in die Laichzeit ist (die dem späten Ausschlüpfen entspricht), wodurch die ausgiebige Frühjahrswachstumsperiode ausgenützt wird; diese größeren Männchen sind also eigentlich die jüngeren; sie besitzen ferner bei Beginn der Laichzeit ihres 2. Lebensjahres eine Mindestkörperlänge von rund 90 mm und ein Mindestgewicht von etwa 10 g; sie tragen ein Hochzeitskleid; sie bauen als Zweijährige in der Laichzeit eine Reihe von Nestern und zeigen dabei das im Kapitel über die Brutpflege geschilderte Gehaben, während sie im 1. Jahr als »outsider der Befruchtung« die Eier in den Nestern zweijähriger Männchen befruchten.

Für die nicht nestbauenden Männchen gelten folgende Charakteristika: Sie stammen aus Eiern, die in den frühen Laichzeitmonaten abgelegt wurden; sie wachsen langsam und erreichen im Zeitpunkt des ersten Laichens nicht die Mindestgröße der nestbauenden Männchen, auch wenn sie zu Beginn des ersten Winters größer sind als diese später ausgeschlüpften, was hauptsächlich eine Folge des frühen Eintretens in die Laichzeit ist (die dem frühen Ausschlüpfen entspricht), wodurch die ausgiebige Frühjahrswachstumsperiode nicht ausgenützt wird; diese kleineren Männchen sind also eigentlich die älteren; bei Beginn der Laichzeit ihres zweiten Lebensjahres erreichen sie niemals eine Körperlänge von 90 mm und ein Gewicht von 10 g; sie tragen kein typisches Hochzeitskleid; sie bauen in ihrer ganzen Lebenszeit niemals ein Nest und üben keine Brutpflege aus, sondern befruchten in beiden Lebensjahren nur stets als »outsider der Befruchtung« die Eier in den Nestern zweijähriger Männchen.

Die Weibchen erreichen, ohne Rücksicht auf den Zeitpunkt des Ausschlüpfens, im 2. Lebensjahr niemals die Größe und das Gewicht der nestbauenden Männchen, sind also immer kürzer als 90 mm und leichter als 10 g.

Die genaue Untersuchung der Schuppen hat sich als gangbarer Weg zur Aufklärung sonst schwer erfaßbarer Zusammenhänge erwiesen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. Otto Storch, Vorstand des Zoologischen Institutes an der Universität Graz, meinen verbindlichsten Dank für sein weitgehendes Entgegenkommen und sein stetes Interesse an meinen Arbeiten auszusprechen. Herrn Prof. Dr. Krunoslav Babić, Vorstand des Zoologischen Institutes und Direktor des Zoologischen Museums in Zagreb, danke ich für die liebenswürdige Überlassung des von mir für das Zagreber Museum eingesammelten Materials. Schließlich sage ich Herrn Dr. Erich Furreg vom Zoologischen Institut der Universität Graz für die opferwillige Mithilfe bei der deutschen Ausarbeitung des Manuskripts meinen besten Dank. Desgleichen Herrn Dr. Karl Kriegshaber für die freundliche Unterstützung bei der Anfertigung einer Anzahl Abbildungen.

Literatur.

Carus, J. V., 1889—1893: Prodromus faunae mediterraneae. Bd. 2. Stuttgart. S. 601.

Forskål, P., 1775: Descriptiones animalium etc. Hauniae. S. 37.

Graeffe, E., 1888: Übersicht der Seethierfauna des Golfes von Triest, nebst Notizen über Vorkommen, Lebensweise, Erscheinungs- und Fortpflanzungszeit der einzelnen Arten. IV. Pisces. Arb. Zool. Inst. Univ. Wien u. Zool. Stat. in Triest. Wien. T. 7, S. 445.

List, H. J., 1887: Zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische (Labriden). I. Teil. Morphologische Ergebnisse. Arb. Zool. Inst. Graz: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 45, S. 1.

Lo Bianco, S., 1900: Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del Golfo di Napoli. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. 19, S. 712.

Šoljan, T., 1930: Nestbau eines adriatischen Lippfisches — Crenilabrus ocellatus Forsk. (mit 7 Abb.). Zeitschr. f. Morphol. und Ökologie der Tiere. Bd. 17, S. 145.

Printed in Germany.





Printed in Germany

Experimentelle Untersuchungen an Bienen und Ameisen über die Funktionsweise der Stirnocellen

Von

Erwin Müller

Mit 10 Textabbildungen

Sonderabdruck aus

Zeitschrift für vergleichende Physiologie

(Abt. C der Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie)

14. Band, 2. Heft

(Abgeschlossen am 7. Mai 1931)



Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin

1931



Die **Zeitschrift für vergleichende Physiologie**

steht offen Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der allgemeinen Physiologie und der speziellen Tierphysiologie, soweit die Ergebnisse als Bausteine zu einer vergleichenden Physiologie gewertet werden können.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung in zwanglosen einzeln berechneten Heften; mit 40 bis 50 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Das Honorar beträgt M. 40.— für den 16 seitigen Druckbogen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihren Arbeiten, wenn sie nicht mehr als 24 Druckseiten Umfang haben, 100 Sonderabdrücke, von größeren Arbeiten 60 Sonderabdrücke unentgeltlich. Doch bittet die Verlagsbuchhandlung, nur die zur tatsächlichen Verwendung benötigten Exemplare zu bestellen. Über die Freiexemplarzahl hinaus bestellte Exemplare werden berechnet. Die Mitarbeiter werden jedoch in ihrem eigenen Interesse ersucht, die Kosten vorher vom Verlage zu erfragen.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. K. v. Frisch, München, Zoologisches Institut der Universität, Neuhauserstraße 51

oder an

Professor Dr. A. Kühn, Göttingen, Zoologisches Institut der Universität, Bahnhofstraße 28.

Die Herausgeber

v. Frisch Kühn

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin W 9, Linkstr. 23/24

Fernsprecher: Sammel-Nrn. Kurfürst 6050 u. 6326. Drahtanschrift: Springerbuch-Berlin

Reichsbank-Giro-Konto und Deutsche Bank, Berlin, Dep.-Kasse C

---

14. Band. 2. Heft

Inhaltsverzeichnis.



(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Graz.)

EXPERIMENTELLE UNTERSUCHUNGEN AN BIENEN UND AMEISEN ÜBER DIE FUNKTIONSWEISE DER STIRNOCELLEN.

Von

ERWIN MÜLLER
(Klagenfurt).

Mit 10 Textabbildungen.

(*Eingegangen am 3. Dezember 1930.*)

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Es existieren zahlreiche Untersuchungen über den Bau der Ocellen, über ihre Funktion trotz des Alters der Ocellenforschung fast nur Hypothesen. Man ist nicht in der Lage, sich aus der vorhandenen Literatur ein Bild über ihre Funktionsweise zu machen, da die Hypothesen der einzelnen Autoren fast stets mehr oder minder stark voneinander abweichen. Der Grund hierfür liegt in dem fast stets negativen Ausgang ihrer Experimente. Es ist klar, daß vor allem Experimenten mit *positivem* Ausgang ausschlaggebende Entscheidung zukommt.

Schon die ersten Untersucher vor etwa 250 Jahren verstrichen Insekten, die beiderlei Augen, Ocellen und Komplexaugen, besitzen, die

einen oder die anderen, um aus etwaigen Ausfallserscheinungen auf ihre Funktion schließen zu können. Die Versuche wurden meistens im Freien oder auch im Zimmer, jedoch ohne besondere Versuchsanordnung angestellt, wobei als Versuchstiere meistens Arbeitsbienen oder Drohnen dienten. Soweit man jedoch entnehmen kann, waren die Versuche nicht methodisch aufgebaut und nicht genügend exakt durchgeführt, so z. B. die Technik der Augenausschaltung mangelhaft. Versuche mit Einzeltieren, wie sie vielfach vorgenommen wurden, sind ganz unverläßlich. Erst eine größere Serie gleichbehandelter Tiere kann zeigen, ob nicht einerseits technische Fehler, z. B. bei der Augenausschaltung, anderseits individuelle Unterschiede der Einzeltiere vorliegen; gibt es doch in einer oder mehreren Serien fast immer einzelne Tiere, die ein abnormales Verhalten zeigen.

Später zog man im Anschluß an vergleichende Untersuchungen über den Bau der Ocellen bei verschiedenen Insektengruppen Schlüsse auf die Funktion der Ocellen, ohne sie durch einen einzigen gelungenen Versuch unterstützen zu können. Erst in den letzten Jahrzehnten, mit dem Aufblühen der Tierphysiologie, wurden Methoden ausgearbeitet und Erkenntnisse gewonnen, die für die Anstellung und Deutung auch einfacher Versuche von wesentlicher Bedeutung sind.

Da die Theorien selbst jüngerer Autoren wie Bozler (1926) und Götze (1927) sich nicht miteinander decken, ergab sich eine Berechtigung zur neuerlichen Untersuchung der Frage nach der Funktion der Ocellen.

Literaturübersicht.

Demoll u. Scheuring (1912) haben die ältere Literatur über Ocellenfunktion erschöpfend zusammengefaßt, wodurch sich eine weitere Besprechung derselben erübrigt. Sie stellten fest, daß die Sehbereiche der Ocellen in denen der Komplexaugen liegen und schlossen daraus, daß das Zusammenwirken beider Augenarten eine Entfernungslokalisation ermögliche.

Nach v. Hess (1920) ist das optische Auflösungsvermögen des Libellenocellus ungemein gering; durch seine optischen Eigenschaften soll er imstande sein, geringe Lichtstärken auszunutzen und sich durch Pigmentwanderung an raschen Beleuchtungswechsel anzupassen. Die Aufgabe der Ocellen soll zu suchen sein in der Wahrnehmung kleiner Änderungen in der Beleuchtung, wodurch den Tieren die Auffindung einer besonderen, ihren Lebensgewohnheiten entsprechenden Lichtstärke erleichtert würde.

Homann (1924) hat sich als erster sehr eingehend experimentell mit der Frage der Ocellenfunktion beschäftigt. Er lackierte Arbeiterinnen von *Formica rufa* die Ocellen und untersuchte, bei welcher Entfernung die Ameisen auf Kugeln verschiedener Größe, die er ihnen näherte, eben anfingen zu reagieren, indem sie sich aufrichteten. Er fand eine bestimmte Größe des Sehwinkels, die erforderlich ist, diese Reaktion auszulösen. Sie war gleich bei normalen wie bei ocellengeblendeten Tieren. Dieses klare Versuchsergebnis stellt die Theorie von Demoll und Scheuring außer Diskussion. — Er fand weiter, daß Ameisen, denen die Facettenaugen überstrichen waren, sich wie blind verhielten. Ferner bestimmte er für die Ocellen einiger Insektenarten die Augenkonstanten, welche ergaben, daß

die Ocellen neben einem geringen Auflösungsvermögen eine große Lichtstärke besitzen. Es ergibt sich daher optimal ein verschwommenes Sehen. HOMANN kommt zu der Auffassung, daß die Ocellen die Perzeption von Licht und Lichtrichtung vermitteln in Fällen, wo die Lichtstärke der Komplexaugen nicht mehr ausreicht.

BOZLER (1926) stellte es sich zunächst zur Aufgabe, diese Anschauung zu überprüfen. Sein Versuchsobjekt, *Drosophila melanogaster*, erscheint positiv phototaktisch. Nach Ausschaltung der Komplexaugen fand er weder bei *Drosophila* noch bei einigen Drohnen, die er vergleichsweise benutzte, irgendeine Phototaxis vor. Er fand weiterhin bei *Drosophila* eine relativ geringe Reizschwelle gegenüber Licht, bei welcher die Tiere eben noch positiv phototaktisch reagierten. Sie blieb gleich, ob nun die Ocellen ausgeschaltet waren oder nicht. Dadurch hält er die Theorie HOMANNS für widerlegt; denn wenn die Ocellen Helligkeits- und Richtungssehen vermitteln würden bei schwachem Licht, müßten Insekten mit lakkierten Ocellen gegenüber solchen mit funktionstüchtigen erst bei einer relativ stärkeren Lichtintensität positiv phototaktisch reagieren.

BOZLER setzte weiterhin die Fliegen, die sich 15—30 Minuten im Dunkel befanden, plötzlich dem direkten Sonnenlichte aus, und bemerkte, daß die normalen Tiere sich etwas früher zu bewegen begannen und sich auch anfänglich lebhafter bewegten als die Ocellengeblendeten.

Bei einer Herabsetzung der Lichtmenge durch Vorhalten eines Schirmes fand BOZLER eine Verminderung der Bewegungsgeschwindigkeit bei lackierten Tieren, die soweit gehen konnte, daß die Tiere aufhörten sich zu bewegen, während normale ihre Bewegungen zum Licht nur schwach verlangsamten. Daraus schließt er (S. 170), „*daß die Ocellen eine Bedeutung für die Photokinese haben*“ und sich „*sehr rasch* an die bestehenden Beleuchtungsverhältnisse *adaptieren* können.“

In einem dritten Versuche dieser Art findet BOZLER eine Verstärkung der Phototaxis durch die Ocellen. 4 Tage nach der Blendung soll der erste dieser Versuche nicht mehr positiv ausfallen, wohl aber noch der zweite und dritte. BOZLER folgert endlich, daß die Ocellen „Stimulationsorgane“ seien, welche Auffassung er damit unterstützt, daß in dem einen Versuch anscheinend die Komplexaugen die Funktion der Ocellen zu übernehmen imstande sind. Ähnliches finden wir ja bei Stimulationsorganen. *Die Fähigkeit des Richtungssehens aber spricht* BOZLER *den Ocellen ab.*

GÖTZE (1927) untersuchte zahlreiche Hymenopteren bezüglich Vorkommens der Ocellen, deren Stellung, Gestalt und relativen Größe zu den Komplexaugen, Wölbung und Blickrichtung. Bemerkenswert ist sein Befund, daß die Ocellen offenbar getrennte Gesichtsfelder besitzen, daß der Blick der lateralen mehr seitlich, der des Medianocellus nach vorne gerichtet ist. Bei einer Überprüfung der Resultate BOZLERS hatte er mit Bienen keinen Erfolg, spricht sich aber darüber nicht genauer aus. Er stellt gegen BOZLER fest, daß nach Ausschaltung der Komplexaugen nach einiger Zeit eine deutliche positive Phototaxis auftritt, welche aufhört, wenn auch noch die Ocellen geblendet werden. Komplexaugenlose Bienen können sich sogar nach öfterer Fütterung zum Flug gegen ein Fenster erheben. Weiter sollen bei Kriechversuchen gegen ein Licht ocellengeblendete Bienen von ihrer geradlinigen Kriechbahn durch Bewegung der Unterlage leichter abzulenken sein als normale und auch bei Zweilampenversuchen (ebenfalls bei Drehung der Unterlage) von den zwei Lampen gewöhnlich nicht mehr die stärkere bevorzugen, wie es normale tun.

Die Bienen sollen sich bei diesen Versuchen nur sehr selten zum Flug erheben; normale konnten jedoch leicht zum Fliegen veranlaßt werden, wenn über die Kriechbahn ein weißes Papier gehalten wurde, stirnaugenlose dagegen viel

schwerer. Auch im Freien fliegende Bienen zeigten nach Blendung der Ocellen Ausfallserscheinungen, indem sie vor den Dressurkästen nicht mehr herumschwirrten. Hieraus, sowie aus der Beobachtung, daß Bienenblüten hauptsächlich von unten zugänglich sind, so daß sie beim Anflug mit den Ocellen fixiert werden können, kommt GÖTZE zu dem Schlusse (S. 260), „daß die Ocellen bei der Zieleinstellung auf ruhende Gegenstände aus dem Flug eine wesentliche Rolle als Hilfsorgane der Komplexaugen spielen."

Eine weitere Beobachtung an Bienen, die ich genauer untersuchte, sei hier wiedergegeben (S. 254): „Bei Zimmertemperaturen unter 14° und nach längerem Hungern sind sie negativ phototaktisch. Bei höheren Temperaturen und gefüttert reagieren sie positiv und zwar besonders lebhaft, je höher die Temperatur ist und wenn die Fütterung unmittelbar vor dem Versuch stattfand." Wir werden sehen, daß die erstere Behauptung durchaus nicht immer Gültigkeit hat.

Material und Methoden.

Mir schien es notwendig, zwei verschiedene, nahe verwandte Arten zu untersuchen, um die Versuchsergebnisse, die ich von einer Art erhalten würde, mit der zweiten Art kontrollieren zu können. Von meinen Versuchsobjekten verlangte ich folgende Eigenschaften:

1. Mußten sie ausgeprägt gut entwickelte Ocellen und Komplexaugen besitzen.
2. Mußten die Versuchstiere leicht und in beliebiger Menge zu beschaffen sein.
3. Mußten sie genügend groß sein, um ihnen gegebenenfalls auch nur einen oder zwei Ocellen überstreichen zu können.
4. Sollte eine Art in den Versuchen hauptsächlich positiv, die andere negativ phototaktisch erscheinen.
5. Sollte ihre Psychobiologie möglichst weitgehend erforscht sein.

Diese Bedingungen erfüllten mir *Apis mellifica* L. und *Camponotus ligniperdus* LATR. Von *Apis* verwendete ich die Arbeiterinnen, von *Camponotus* Weibchen. Beide Arten bieten besonderes Interesse, die Bienen, weil schon vielfach an ihnen versucht wurde, die Funktion der Ocellen zu klären, *Camponotus*, weil bei dieser Art die Ocellen nur den fliegenden Geschlechtstieren zukommen, während die niemals flugbefähigten Arbeiter keine besitzen.

Das Versuchsvolk, dem die Bienen für die Untersuchungen entnommen wurden, stammte aus Graz. Die Bienen schienen mir identisch mit der Kärntner Rasse.

Die Ameisen entnahm ich Anfang Juni Nestern, die ich auf freien Flächen im Walde am „Lineck" bei Graz fand. Ich verwendete für die Versuche ausschließlich Weibchen, da die Männchen zu hinfällig sind; die ocellenlosen Arbeiter weisen phototaktische Indifferenz auf. Da die Weibchen noch Flügel besaßen und sich außerdem zahlreich in den Nestern vorfanden, darf ich annehmen, daß sie noch nicht befruchtet waren. Sie sind sehr leicht am Leben zu halten und verlangen fast keine Pflege. Lebensbedingung ist nur, daß sie genügend Feuchtigkeit umgibt. Anfangs hielt ich sie in kleinen Holztrögen, die mit einem Drahtgitter überspannt waren. Es gingen mir jedoch viele Tiere infolge zu geringer Luft-

feuchtigkeit zugrunde. Deshalb brachte ich sie später in einer Höchstzahl von 20 Stück in kleine Glaströge von etwa $5 \times 5 \times 18$ cm Größe. Zugedeckt wurde mit einer Glasplatte. Zur Feuchthaltung des Raumes diente ein kleiner Badeschwamm, der mit Wasser getränkt war. Gelegentlich fütterte ich Bienenhonig, welchen die Tiere, wenigstens nach längerer Gefangenschaft, gerne annahmen. Man kann sie aber auch einige Monate hungern lassen, ohne daß sie in ihrem normalen Gebaren beeinträchtigt werden oder gar zugrunde gehen. Ihr Abdomen ist mit großzelligem Fettgewebe erfüllt, von dem sie zehren. Auch die Bienen kamen für kürzere oder längere Zeit in solche Glaströge, wie später beschrieben werden soll.

Zum Ausschalten der Ocellen diente ein Überzug aus schwarzem Wachs. Dieses verfertigte ich aus einer Mischung von käuflichem Ruß und Bienenwachs. Den Schmelzpunkt dieser Mischung konnte ich durch Zusatz von Paraffinum liquidum herabsetzen. Besonders für *Camponotus* erwies sich Wachs als sehr geeignet. Das übliche Blendemittel, Nigrosinlack (eine Lösung von alkohollöslichem Nigrosin und Schellack in absolutem Alkohol), sprang binnen kurzem vom glatten Chitin des Kopfes ab, der Wachsüberzug hingegen hielt monatelang und fiel in den seltensten Fällen ab. Auch gab ich dieser Methode des Ausschaltens der Ocellen noch deshalb den Vorzug, weil der Wachsüberzug sofort nach dem Auftragen erhärtet. Dadurch gewinnt man viel Zeit. Nigrosinlack muß erst eine Weile, wenn auch nur kurze Zeit, trocknen. Dabei müssen die Versuchstiere, besonders die sich lebhaft bewegenden Bienen, festgehalten werden und machen dabei stets Befreiungsversuche, wodurch die Antennen nur zu leicht verschmiert werden. Solche Tiere sind natürlich für exakte Versuche nicht mehr verwendbar und müssen ausgeschaltet werden. Auch überzeugte ich mich durch genügend viele Kontrollversuche mit Tieren, die mit Nigrosinlack geblendet waren, daß der Wachsüberzug gegenüber dem Lackieren das Versuchsergebnis nicht verändert. Aufgetragen wurde das Wachs mittels einer kleinen Drahtschleife aus verschieden starkem Kupferdraht, wie sie Abb. 1 zeigt. Sie wurde über einer Flamme erwärmt und in das Wachs mit dem dünnen, vorn etwas aufgebogenen Ende eingedrückt, wodurch etwas Wachs verflüssigt wurde und haften blieb. Durch Aufdrücken des nach oben gebogenen Endes konnten zwei Ocellen zugleich, durch Berührung mit der etwas abgestumpften Spitze ein Ocellus allein mit Wachs überzogen werden. Wurde viel Wachs auf dem Draht haften gelassen, so konnte ich auch alle Ocellen zugleich verdecken.



Abb. 1. Drahtschlinge zum Überziehen der Ocellen mit Wachs. *a* dünner, *b* starker Kupferdraht. Bei *c* wird mittels Flamme erwärmt.

Der einfache Wachsüberzug ist vielleicht nicht vollkommen lichtdicht, was aber nicht viel bedeutet, da ja das Perzeptionsvermögen der Ocellen durch den Überzug doch als praktisch ausgeschaltet gelten kann gegenüber jenem der Komplexaugen, die das Licht ungeschwächt erhalten. Schließlich konnte auch durch öfteres Auftragen von Wachs die

Schicht verstärkt werden. Kontrollversuche ergaben aber, wenigstens bei der Ocellenblendung, gleichartige Reaktionen, so daß ein einfacher Überzug praktisch genügte.

Übrigens ist auch ein einfacher Überzug aus Nigrosinlack (starke Lösung!) nicht völlig lichtdicht, wie ich mich überzeugen konnte. Dies mußte bei der Blendung der Komplexaugen besonders berücksichtigt werden.

Da es notwendig war, daß die Köpfe der zu blendenden Tiere vollkommen ruhig waren, brachte ich die Insekten in Glasröhrchen, ähnlich wie sie Bozler verwendete, und fixierte sie von rückwärts mit einem Pinsel. Die Antennen schob der Zeigefinger der linken Hand vorsichtig beiseite, die rechte Hand nahm die Blendung vor.

Während die Ameisen fast nie versuchten aufzufliegen, mußten den Bienen für die Kriechversuche die Flügel bis auf kurze Stummel abgeschnitten werden.

Für morphologische Untersuchungen wurden den Tieren die Köpfe abgeschnitten und die Gehirne herauspräpariert. Es wurde die Chitinschicht knapp hinter den Komplex- und Stirnaugen durchschnitten, die beiden Chitinstücke getrennt und das Gehirn, das meist am vorderen Chitinstück haften blieb, mit allen Augen unter der Präparierlupe in physiologischer Kochsalzlösung herauspräpariert. Die Komplexaugen litten darunter zwar sehr. Dies war aber für meine Untersuchungen über die Innervierung der Ocellen belanglos. Die Ocellen blieben in mehr oder weniger verzerrter Gestalt erhalten. Um eine eventuelle Pigmentwanderung in ihnen festzustellen, war es notwendig, sie möglichst natürlich zu fixieren. Dazu wurden die Köpfe, nachdem die Freßwerkzeuge knapp unter den Ansatzstellen der Antennen abgeschnitten worden waren, sogleich fixiert und die Gehirne mit den ansitzenden Ocellen erst nachträglich in Alkohol herauspräpariert. Bei diesem Herauspräparieren nach der Fixierung sind die Gehirne, da sie hart werden, vielfach nicht unverletzt.

Fixierung: Petrunkewitsch oder Carnoy. Fixierdauer 10 Minuten, hierauf durch Alkohol und Xylol in Paraffin. Schnittdicke 5 μ. Geschnitten wurde hauptsächlich frontal, gefärbt mit Bendas Eisenhämatoxylin, differenziert in Liquor ferri sulfurici (20 $\times$ verdünnt), oder mit 1%iger Eisenchloridlösung. Nach dieser Färbung treten die Ocellarnervenfasern ziemlich deutlich hervor. Eventuelle Gegenfärbung mit Bordeaux.

Versuche mit Bienen.

1. Versuchsreihe.

Wie bemerkt, schreibt Götze, daß die Bienen bei einer Temperatur von 14^0 abwärts negativ phototaktisch seien. Eine Beobachtung an den Ameisen, von der später gesprochen werden soll, bewog mich, solche durch Kälte negativ gewordene Bienen auf ihr phototaktisches Verhalten zu untersuchen, nachdem ihnen die Ocellen ausgeschaltet worden waren.

Für diesen Versuch entnahm ich die Bienen aus dem Futterloche im Deckel eines kleinen Bienenvolkes. Sie saßen ganz ruhig auf dem Oberteil des Rähmchens, wurden einzeln mit der Pinzette an den Flügeln

gefaßt und herausgehoben, und zu je 10—15 Stück in die zum Anklammern mit Papier ausgekleideten Glasgefäße gebracht, nachdem die Ocellen verdeckt bzw. zu Kontrollversuchen normal belassen waren. Eine Phiole mit Honigzuckerteig versorgte die Bienen mit Nahrung. (Honigzuckerteig besteht aus Staubzucker, der mit so viel Honig geknetet wird, bis ein konsistenter Teig entsteht.)

Es ist nicht günstig, sofort nach der Ocellenblendung mit den Versuchen zu beginnen. Die Bienen sind durch den Druck des Pinsels auf das Abdomen, der eine Atmungsbehinderung verursacht, etwas langsam in ihren Bewegungen, auch vielfach nicht geneigt, irgendeine Phototaxis zu zeigen. Nach einer halben Stunde etwa sind sie aber verwendbar. Die Gefäße befinden sich während dieser Zeit in ganz schwachem diffusem Tageslicht bei einer Temperatur von etwa 20° C, wenn nötig im Thermostaten.

Begreiflicherweise mußten diese Versuche, um mit Kälte arbeiten zu können, im Winter gemacht werden. Als ich diesen Versuch zum erstenmal ausführte, ließ ich eine größere Anzahl Versuchstiere auf dem Boden eines Zimmers kriechen, dessen Fenster ich so lange geöffnet hatte, bis die Temperatur auf 10° gesunken war. Beinahe alle *ocellengeblendeten* Bienen, die ich durch einen Farbfleck auf dem Thoraxrücken gekennzeichnet hatte, *reagierten* sofort *positiv phototaktisch*, während sich *die normalen entgegengesetzt* verhielten, ein geradezu verblüffender Anblick. Die jeweilige Phototaxis blieb bis zur Erstarrung bestehen, wie auch in allen weiteren Versuchen dieser Art.

Man könnte die Behauptung aufstellen, daß das Zuströmen kalter Luft aus dem Fenster die Tiere beeinflußte und daß die Ocellen daher möglicherweise Organe zur Perzipierung verschieden temperierter Luftströmungen seien. Das phototaktische Verhalten der Tiere blieb jedoch auch bei geschlossenen Fenstern ganz gleich, wenn nur die Temperatur entsprechend niedrig war. Für weitere Versuche ließ ich die Bienen auf einem Tisch, der in der Nähe des Fensters stand, einzeln kriechen. Hatten sie den Rand des Tisches erreicht, so ließ ich sie auf ein Stückchen Papier oder Drahtgitter laufen und setzte sie wieder in die Mitte des Tisches. Es ist hierbei gleichgültig, ob man Lampen- oder Tageslicht verschiedener Intensität benutzt, das Resultat wird nicht merklich verändert.

Höchst eigenartig ist aber, daß *sich die Bienen* in diesem Versuch *an den Ausfall der Ocellen gewöhnen, und zwar um so schneller, je mehr Licht sie in der Zeit, die von der Blendung bis zum Versuch vergangen ist, erhalten. Bringt man eine Serie* von Versuchstieren *in die Dunkelheit, so bleibt ihr phototaktisches Verhalten unverändert bestehen*, wie Versuche vor und nach der Dunkelhaft zeigen. Es spricht dies dafür, daß jenes abnorme phototaktische Verhalten der ocellengeblendeten Bienen in der Kälte tatsächlich lediglich dem Ausfall der Ocellen zuzuschreiben ist.

Von den zahlreichen Versuchsprotokollen, die alle dasselbe besagen, seien hier einige als Belege wiedergegeben. Sie zeigen das phototaktische

Verhalten der Bienen bei einer Temperatur von 8° C, bei welcher die Tiere im Falle längerer Einwirkung allmählich erstarren. Stets konnte ich beobachten, daß die Umkehr der Phototaxis bei normalen Bienen zwar schon bei einer Temperatur von 16° abwärts auftritt, nahm aber diese niedrige Temperatur, um die Versuchsdauer abzukürzen, denn bei höheren Temperaturen braucht es länger, bis die Kälte auf die Bienen einwirkt und sie negativ werden. Übrigens herrschen hier individuelle Unterschiede. Manche sind bei 15° sofort negativ phototaktisch, bei anderen dauert es längere Zeit. Man kann manchmal auch schon negativ gewordene Bienen wieder vorübergehend positiv machen, indem man die Unterlage, auf der sie kriechen, umdreht, so daß ihre Köpfe wieder dem Licht zugekehrt werden. Auch durch Störungen, wie Anblasen oder Berühren kann dies erreicht werden, doch nicht immer und stets vorübergehend.

Tabelle 1.

Datum und Tageszeit	Normale Bienen			Bienen mit ausgeschalteten Ocellen		
	Gesamtzahl	Positiv	Negativ	Gesamtzahl	Positiv	Negativ
28. II. 1929						
10 Uhr	16	2	14	17	15	2
11 Uhr	15	1	14	17	13	4
12.30 Uhr	15	1	14	16	12	4
15 Uhr	15	2	13	14	12	2
1. III. 1929						
10 Uhr	12	1	11	13	1	12
12 Uhr	12	0	12	13	0	13

Tabelle 1 zeigt, wie sich die Bienen an den Ausfall der Ocellen bei schwachem Licht gewöhnen. Am 28. Februar des Jahres 1929 war der Himmel stark bewölkt, die Lichtmenge, die die Bienen traf, trotzdem sie in nächster Nähe des Fensters aufgestellt waren, ziemlich gering. Zu den angegebenen Zeiten untersuchte ich ihr phototaktisches Verhalten. Wir finden, daß ocellengeblendete Bienen erst am nächsten Tage, der sonnig war, negativ werden, wie die normalen gleich von Anfang an. Während der Nacht fand keine Belichtung statt.

Tabelle 2.

Datum und Tageszeit	Normale Bienen			Bienen mit ausgeschalteten Ocellen		
	Gesamtzahl	Positiv	Negativ	Gesamtzahl	Positiv	Negativ
28. II. 1929						
10.30 Uhr	16	1	15	15	12	3
1. III. 1929						
10.30 Uhr	15	2	13	15	13	2
12.30 Uhr	15	1	14	14	0	14

Tabelle 2 zeigt einen zeitlichen Parallelversuch. Die Bienen kamen jedoch, nachdem am 28. Februar um 10.30 Uhr der erste Versuch gemacht worden war, in die Dunkelheit. Die ocellengeblendeten Bienen sind am nächsten Tage um 10.30 Uhr im Gegensatz zu denen in Tabelle 1 noch fast alle positiv phototaktisch, um 12.30 Uhr alle negativ, nachdem sie inzwischen im starken, diffusen Licht gestanden hatten. Dieser Versuch beweist eindeutig, daß ohne Licht keine Gewöhnung an den Ausfall der Ocellen stattfindet. Um jedoch ganz sicher zu gehen, daß nicht etwa die Gefangenschaft außerhalb des Stockes und im Licht nur eine scheinbare Gewöhnung verursacht und die Bienen sich im Dunkeln nicht vom Stock getrennt fühlen, wurde der Versuch etwas modifiziert. Von Bienen, die schon 2 Tage vom Volke separiert waren, wurde der Hälfte die Ocellen überdeckt. Das Resultat (Tabelle 3) zeigt, wie zu erwarten war, daß sie genau wie frisch dem Stock entnommene Bienen reagierten.

Tabelle 3.

Datum und Tageszeit	Normale Bienen			Bienen mit ausgeschalteten Ocellen		
	Gesamtzahl	Positiv	Negativ	Gesamtzahl	Positiv	Negativ
6. III. 1929						
13.30 Uhr	19	2	17	18	16	2
17.45 Uhr	16	0	16	17	2	15
7. III. 1929						
12 Uhr	14	0	14	15	0	15

Ich konnte es leider nicht verhindern, daß einige Tiere während der Versuchsdauer verendeten, trotzdem ihnen der Honigzuckerteig, der als Nahrung vollkommen ausreichte, jederzeit zugänglich war. Anscheinend war verhinderte Defäzierung wintersüber daran schuld. Daher in dem Protokoll die allmähliche Verminderung der Gesamtzahl.

Das Alter der Bienen scheint auf die Phototaxis keinen Einfluß zu haben. Alte Bienen, erkenntlich an der abgewetzten Behaarung, reagierten gleich wie andere, deren Haarpelz unbeschädigt war.

2. Versuchsreihe.

Der Bienenstock, dem ich die Bienen für die Versuche entnahm, stand während des Winters in einem Raume, in dem eine ziemlich konstante Temperatur von etwa 20° herrschte. Ein engmaschiger Drahtgitterkäfig (40 × 30 × 40 cm) als Vorbau ermöglichte den Bienen einen, wenn auch beschränkten Ausflug. Für gewöhnlich befanden sich in diesem Raum höchstens einige wenige Bienen und diese nur unter Tags. Jedoch an sonnigen Tagen etwa um 13 Uhr mittags, an bewölkten gegen 17—18 Uhr versuchte das Volk, verleitet durch die Wärme und den Lichteinfall, einen Ausflug zu machen. Die Bienen flogen an die dem

Lichte zugewendete Seite des Käfigs, kehrten aber bald nach vergeblichen Versuchen weiter auszufliegen wieder in den Stock zurück. Sie befanden sich jedoch nicht etwa alle gleichzeitig außerhalb der Beute, sondern während viele schon wieder zurückkehrten, flogen andere erst heraus. Ein Teil der Bienen, wohl jüngere, verließ den Stock überhaupt nicht. (Da das Volk auch im Winter brütete, waren auch viele junge Bienen vorhanden.) Nach etwa einer halben Stunde Ausfluges zogen sich die Bienen für den restlichen Tag wieder in die Beute zurück.

Zufällig nahm ich einmal der Einfachheit halber die Bienen für einen Kälteversuch aus dem Vorbau. Diese wurden, sowohl die Normalen wie die Ocellengeblendeten, mit wenigen Ausnahmen nicht negativ, sondern blieben positiv phototaktisch bis zur Erstarrung. Dieses Verhalten blieb bestehen bis zum Abend, war aber da schon weniger deutlich ausgeprägt. Immerhin war noch über die Hälfte positiv, gleichgültig, ob ihnen die Ocellen überstrichen waren oder nicht. Erst am nächsten Tage wurden sie insgesamt negativ. Natürlich wiederholte ich auch diesen Versuch oftmals, immer mit demselben Ausgange.

Auch durch Fütterung im Stocke konnte ich die Bienen zum Ausflug reizen, eine dem Imker bekannte Erscheinung. (Nach öfterer Fütterung gewöhnen sich die Bienen allerdings daran, daß sie das Futter im Stocke erhalten und fliegen nicht mehr aus.) Auch bei diesen Bienen, die durch die Fütterung getäuscht, eine Trachtquelle suchend ausflogen, trat dieselbe Erscheinung auf. Sie wurden durch Kälte nicht negativ phototaktisch. Auch nicht einige, die krank und dem Tode nahe den Stock verlassen hatten, um außerhalb desselben zu verenden.

Bemerkt sei noch, daß die dem Stocke entnommenen Bienen in der Kälte auch dann noch positiv phototaktisch blieben, wenn ihnen ein lateraler Ocellus freigelassen wurde. Ließ ich ihnen dazu noch den Medianocellus frei, so wurden sie *negativ*, ebenso wenn nur der Medianocellus oder die beiden seitlichen freigelassen wurden. Die Reaktionen waren hier zwar nicht so einheitlich wie beim Ausschalten oder Freilassen aller Ocellen, aber immerhin noch ausgeprägt.

Die Resultate, die ich mit den aus dem Stock entnommenen Bienen erhielt, befriedigten mich nicht vollkommen. Wenn sie mir auch bemerkenswert erschienen, so konnte es doch nicht die Funktion der Ocellen sein, den Bienen eine negativ phototaktische Einstellung bei Einwirkung von Kälte zu geben, besonders da sie sich an ihren Ausfall so schnell gewöhnten. Andere Versuchsanordnungen zu treffen erschien daher notwendig.

Anordnung für die folgenden Versuche.

Ein Tisch (Abb. 2) wird mit schwarzem, mattem Papier überspannt, auf dem in der Mitte, parallel zu den Längskanten des Tisches, ein roter Strich gezogen wird. Dieser wird halbiert und der Halbierungspunkt

erhält die Marke 0. Von da aus werden auf der Linie Distanzen von je 10 cm aufgetragen und erhalten auf der Seite des Experimentators ein positives, auf der anderen ein negatives Vorzeichen. Am Ende der roten Linie auf der Seite mit den negativen Zahlen wird eine Glühbirne als Mittellampe auf den Tisch gestellt. Quer zur Linie, über dem 0-Punkt, ist in einiger Höhe über dem Tisch eine Schnur gespannt, auf der zwei Nernstlampen gleicher Stärke (40 Watt) und gleichen Fabrikates leicht verschiebbar aufgehängt werden. Die Höhe des unteren Randes dieser Lampen vom Versuchstisch beträgt 20 cm. (Wird die Höhe größer genommen, so versuchen die Bienen zu oft aufzufliegen, was störend wirkt.) Mittels eines Schalters kann abwechselnd die auf dem Tisch stehende Mittellampe *A* oder beide aufgehängte Seitenlampen *Bl* und *Br* entflammt werden.

Der Zweck der Anordnung ist der: Ein Versuchstier wird auf der

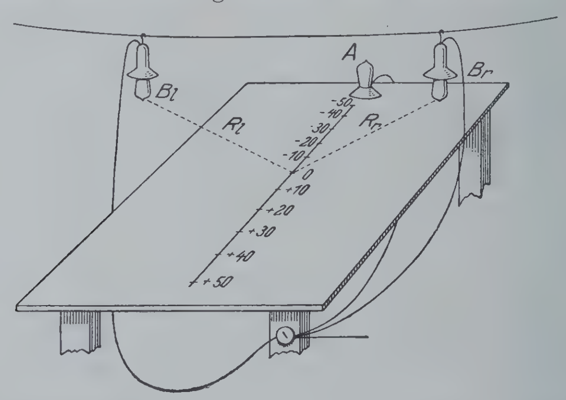


Abb. 2. Versuchsanordnung für die dritte und vierte Versuchsreihe. Erklärung im Text.

Mittellinie gegen die eingeschaltete Lampe *A* laufen gelassen. Ist das Tier bei einem gewünschten Punkt angelangt, so wird umgeschaltet: Die Lampe *A* verlischt und zugleich flammen die Lampen *Bl* und *Br* auf. Jetzt muß sich die Biene für eine der beiden Seitenlampen entscheiden.

Man kann auch mit den beiden Seitenlampen allein experimentieren. Setzt man das Versuchstier auf die Mittellinie, so hat es aber dann gewöhnlich schon von vornherein den Kopf einer der beiden Lampen mehr oder weniger stark zugekehrt und kriecht nun auf sie zu, wodurch das Versuchsresultat zweifellos beeinträchtigt wird. Außerdem entfällt für die Biene die Plötzlichkeit des Sich-Entscheidenmüssens.

Die Entfernungen der seitlichen Lampen von jenem Punkte der Mittellinie, auf dem das gegen *A* kriechende Tier im Augenblick des Umschaltens sich befindet, werden mit *Rl* und *Rr* bezeichnet. Aus *Rl* und *Rr*, gemessen in metrischen Einheiten, läßt sich das Verhältnis der Beleuchtungsstärken, die das Tier von beiden Seiten treffen, aus-

rechnen nach dem bekannten Gesetze: Die Beleuchtungsstärke ist verkehrt proportional dem Quadrate der Entfernung der Lichtquelle von der beleuchteten Fläche.

Es ist verhältnismäßig schwierig, die Bienen zum einwandfreien Kriechen gegen eine Glühlampe zu veranlassen. Es genügt nämlich nicht, daß sie überhaupt positive Phototaxis zeigen, sondern sie müssen schnurgerade und ohne Zaudern auf die Lampe zukriechen; nur mit solchen Bienen hatte ich gute Erfolge. Um dies zu erreichen, kommen sie, aus dem Stock genommen und ocellengeblendet, bzw. normal belassen, alle aber mit gestutzten Flügeln in die wie vorhin vorbereiteten Glasgefäße. Die Gefäße werden wieder in schwachem, diffusem Tageslicht, aber diesmal bei einer Temperatur von etwa 25° stehengelassen. Zuerst lecken die Bienen an dem Honigzuckerteig, versuchen dann aber lebhaft die Freiheit zu gewinnen und sind in der Regel in 1—2 Stunden für die Kriechversuche gegen Lampen vorzüglich geeignet. Am besten sind jene Bienen verwendbar, die von selbst herauskriechen, wenn der Deckel des Gefäßes etwas gehoben wird. Mit vielen muß man längere Zeit Geduld haben, bevor sie dem Licht zustreben, manche und gerade die lebhaftesten sind überhaupt nicht zu gebrauchen. Sie versuchen aufzufliegen, kriechen lebhaft umher, sitzen dann wieder ruhig und interessieren sich offenbar wenig für gebotenes Licht.

3. Versuchsreihe.

Es wird untersucht, ob Bienen mit funktionsunfähigen Ocellen gleich wie normale zwei verschieden weit entfernte, gleich starke Lichtquellen zu unterscheiden vermögen, indem sie der näheren zustreben. Schon mit zwei Serien von je 10 Stück vorzüglich positiv phototaktischer Bienen ließ sich eindeutig beweisen, daß der Ausfall der Ocellen keinen Einfluß hat auf das Unterscheidungsvermögen für verschiedene Beleuchtungsstärken. Dies schloß schon v. Hess (1916) aus einer anderen Versuchsanordnung, allerdings ohne die Ocellen auszuschalten. Da diese Versuchsreihe zum Vergleich mit der nächsten Interesse bietet, sei sie genauer beschrieben.

Ich nahm die Entfernung *Rl* mit 37, *Rr* mit 40 cm willkürlich an. Umgeschaltet wurde, wenn die Bienen beim Nullpunkt angelangt waren. Jede Biene diente für zehn Versuche. Nach Beendigung jedes Einzelversuches, während die Biene einer seitlichen Lampe zustrebte, ließ ich sie auf ein Stückchen Drahtgitter auflaufen und brachte sie dann wieder zum Ausgangspunkte des Versuches, auf die Mittellinie bei etwa + 20, zurück. Unter 100 Versuchen mit normalen Bienen wurde die nähere, für die Bienen links befindliche Lampe 84mal, die entferntere rechte 13mal angestrebt. Dreimal krochen Bienen geradeaus auf die Lampe *A* zu, deren Fuß etwas Licht reflektierte. (Lichtreflektierende Gegenstände

sind im Versuchsbereich besser zu vermeiden, da sie die Bienen häufig ablenken.) Ocellengeblendete krochen 74mal nach links, 25mal nach rechts und einmal geradeaus. In beiden Fällen ergibt sich also eine deutliche Bevorzugung der näheren Lampe.

Das Verhältnis der Beleuchtungsstärken, die am Nullpunkt auftreten, ist errechnet 1'16 : 1. Dies ist zufällig derselbe Wert, den v. Hess für das Unterscheidungsvermögen für Licht bei Menschen gefunden hat. Da die Bienen noch in so überwiegender Zahl die nähere Lichtquelle bevorzugten, dürften sie noch geringere Unterschiede in dei Beleuchtungsstärke wahrnehmen können. Dies zu untersuchen lag jedoch nicht im Rahmen dieser Arbeit; mir genügte dieses Resultat: Zur Unterscheidung verschieden starker Lichtquellen sind Ocellen nicht notwendig.

Der von v. Hess gefundene Wert für die Biene ist 1 : 1'24. Mit

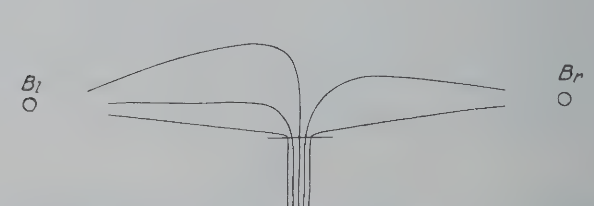


Abb. 3. Verschiedene Kriechspuren normaler Bienen im Dreilampenversuch mit gleichgroßen Abständen der seitlichen Lampen zur Mittellinie. Die Anfänge der Spuren sind aus zeichentechnischen Gründen neben- statt übereinander gelegt, wie auch in Abb. 5 und 6. Die die Anfänge der Spuren schneidende Linie bezeichnet den Augenblick des Umschaltens.

seiner Versuchsanordnung war es wohl nicht möglich, ihn präziser zu ermitteln.

Ich glaube annehmen zu können, daß die beiden seitlichen Lampen gleich stark waren, denn ein Vertauschen der Entfernungen hatte sofort das entgegengesetzte Resultat zur Folge. Außerdem änderte es sich auch nicht bei einem Vertauschen der Lampen.

Wiederholt machte ich die Beobachtung, daß einige Bienen, allerdings ein geringer Prozentsatz, sich stets einer Seite zuwendeten, auch wenn die Entfernung zu dieser Lampe größer war wie zur anderen, freilich ohne daß man die Entfernungen stark differieren lassen konnte. Manche bevorzugten die linke, andere die rechte Seite. Ich finde keine rechte Erklärung für dieses Verhalten. Die Bienen waren unverletzt, außer daß ihnen die Flügel gestutzt waren, wie ja den anderen auch. Ihr sonstiges Benehmen war ganz normal. Da mir diese Eigentümlichkeit schon bei einigen Vorversuchen aufgefallen war, wurde für diese Versuchsreihe jede Biene einzeln daraufhin untersucht und die Betreffenden ausgeschaltet, um das Resultat nicht zu beeinträchtigen.

Die Entscheidung für eine der beiden seitlichen Lampen tritt meist sofort, ruckartig, während des Bruchteiles einer Sekunde im

Augenblicke des Umschaltens auf. Man kann aber auch beobachten, daß sie nicht sofort auftritt, daß die Bienen sich einer Lampe zuwendend einen Bogen beschreiben. Ja manche kriechen sogar eine Zeitlang geradeaus, bevor sie dann in einem Bogen zu einer Lampe schwenken. Dies sind individuelle Verschiedenheiten. Abb. 3 zeigt solche Kriechspuren bei einer Plusdistanz.

4. Versuchsreihe.

Falls die Ocellen die Komplexaugen in Hinsicht der Lichtperzeption unterstützen, so müssen bei gleicher Anordnung wie in der vorigen Versuchsreihe Ausfallserscheinungen eintreten auf jener Seite, auf der ein Ocellus überstrichen wird[1].

Der Einfachheit halber ließ ich von den lateralen Ocellen stets den linken frei, und es wird hier auch nur von so behandelten Bienen die Rede sein, vorderhand nur von solchen, bei denen nebst den Komplexaugen allein der linke Ocellus unüberstrichen blieb. Das Freilassen des rechten Ocellus, wobei der linke überstrichen war, hatte, wie Vergleichsversuche ergaben, das entsprechend entgegengesetzte Ergebnis.

Schon bei Zweilampenversuchen mit den beiden seitlichen Lampen machte sich deutlich der Ausfall der überstrichenen Ocellen bemerkbar. Dabei wurde stets mit einer größeren Plusdistanz experimentiert, das heißt, die Bienen wurden in einer größeren Entfernung vom Nullpunkt, etwa bei + 30 bis + 50 auf die Mittellinie gesetzt. Sie kriechen bei einer Temperatur von über 16° immer der Lampe *Bl* zu, ganz gleichgültig, in welcher Richtung man sie hinsetzt, sofern sie nur gut positiv phototaktisch sind. Man kann sogar den Abstand der Bienen von der links befindlichen Lampe gegenüber der rechten vergrößern, und trotzdem wenden sie sich nach links. Setzt man eine Biene etwa bei + 50 auf die Mittellinie, während die seitlichen Lampen brennen und verdeckt die linke, so kriecht das Tier natürlich gegen die rechte Lampe; wird nun wieder die linke freigegeben, so wendet sich die Biene, trotzdem sie der rechten Lampe schon bedeutend näher ist als der linken, doch letzterer zu, sofern sie nicht der rechten Lampe allzu nahe gekommen war. Das Verhältnis der Entfernungen der Lampen zu den Bienen, bei welchen sie sich noch der entfernteren Lichtquelle zuwenden, ist jedoch nicht konstant.

Dieses eigentümliche Verhalten kann am besten mit den Dreilampenversuchen geprüft werden. Zunächst seien die Entfernungen *Rl* und *Rr* gleich groß, etwa 40 cm. Genau wie in der dritten Versuchsreihe werden die Bienen, jede einzeln und für mehrere aufeinanderfolgende Versuche verwendbar, gegen die Lampe *A* auf der Mittellinie

[1] Eine Ausschaltung einzelner Ocellen ist bisher noch von keinem Untersucher vorgenommen worden.

kriechen gelassen. Hierauf wird, sobald die Biene einen für jeden Versuch beliebig und verschieden gewählten Punkt der Mittellinie erreicht hat, umgeschaltet. Sie wendet sich mit ungemein großer Präzision stets nach links zur Lampe *Bl* und kriecht, wenn bei einer Plusdistanz oder einer Minusdistanz bis etwa —20 umgeschaltet wurde, auch dorthin. Ist die Minusdistanz größer, manchmal auch schon vor —20, so wendet sich die Biene zwar ebenfalls nach links, dann aber, da jetzt, nachdem sie sich umgekehrt hat, der linke freie Ocellus von der Lampe *Br* Licht erhält, dieser zu, wie Abb. 4 zeigt. Das Kriechen zur linken Lampe, bzw. zumindest die Wendung nach links bei einer größeren Minusdistanz bleibt bestehen, auch wenn die Entfernung *Rl* im Verhältnis zu *Rr* stark vergrößert wird. Man kann in den meisten Fällen, gut phototaktische Tiere vorausgesetzt, dieses Verhältnis bis zu 2 : 1, oft auch bis zu 2,5 : 1 und manchmal sogar ein wenig darüber zugunsten der linken Seite anwachsen lassen, wie Abb. 5 für eine geringe Plusdistanz zeigt. Bei einem so ungleichen Verhältnis der beiden seitlichen Distanzen kommt es, nicht nur bei Minus-, sondern

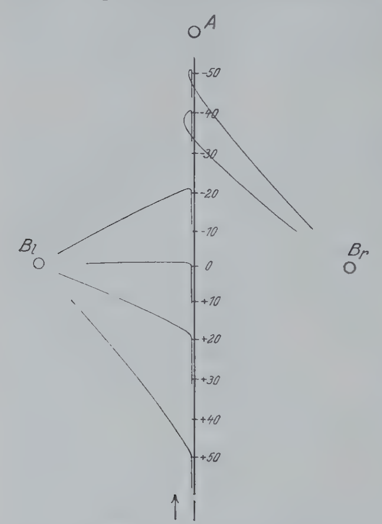


Abb. 4. Kriechspuren einer Biene, der der linke laterale Ocellus freigelassen wurde, im Dreilampenversuch. Nähere Erklärung im Text.



Abb. 5. Kriechspuren einer gut positiv-phototaktischen Biene, der neben den Komplexaugen nur der linke Ocellus freigelassen wurde, im Dreilampenversuch. Das Verhältnis der Entfernungen der seitlichen Lampen zur Biene im Moment des Umschaltens beträgt 2,5:1.

auch bei geringer Plusdistanz vor, daß zwar die Wendung nach links geschieht, dann aber die Biene sich umdreht und zur Lampe *Br* kriecht, und zwar stets in dem in Abb. 5 gezeichneten Drehungssinne, wobei die Schleife mehr oder weniger groß ausfallen kann. Das Verhältnis 2,5 : 1 ist das durchschnittlich erreichbare Maximum. Einmal gelang es mir, das Verhältnis auf 3 : 1 zu bringen; wahrscheinlich hatte jene Biene eine Linkstendenz.

Das Verhältnis der Entfernungen zur linken und zur rechten Lampe, bei dem sich die Bienen noch nach links wenden, bleibt für jedes einzelne Versuchstier während einer größeren Anzahl von aufeinanderfolgenden Versuchen nicht konstant; auch tritt das optimale Maximum meistens erst in Erscheinung, wenn man die Tiere einige Zeit ununterbrochen zum Lichte kriechen läßt, wobei sie immer wieder wie oben beschrieben auf einer beweglichen Unterlage, *unter Vermeidung jeglicher Störung*, an den Ausgangspunkt zurückgebracht werden. Dabei werden die Bienen immer stärker phototaktisch und je stärker sie es sind, was in ihrer Tendenz fortwährend, ohne Unterbrechungen und ohne Abweichung von der geraden Kriechbahn dem Lichte zuzustreben erkannt werden kann, desto größer kann *Rl* gewählt werden, um schließlich einigermaßen konstant zu bleiben, bis die Bienen infolge starker Ermüdung nicht mehr verwendet werden können. Es können in manchen Fällen bis zu 50 solche Kriechversuche hintereinander mit einem Tier gemacht werden.

Nicht alle Bienen reagieren jedoch gleichmäßig. Bei denen, die aus dem Glasgefäß gebracht sofort gut phototaktisch sind, kann dementsprechend *Rl* schon für die ersten Versuche bedeutend größer genommen werden als *Rr*. Andere wieder kriechen, auf den Versuchstisch gebracht, nicht sofort auf das Licht zu und entschließen sich dazu erst allmählich. Ihrer anfänglich geringen positiven Phototaxis entsprechend, erkenntlich daran, daß sie nicht ganz gerade und mit öfteren Unterbrechungen kriechen, darf die Entfernung zur linken Lampe nicht stark vergrößert werden, etwa nur um ein Viertel bis um die Hälfte von *Rr*. Bei manchen schwankt auch die Stärke der Phototaxis während einer Reihe aufeinanderfolgender Versuche, trotzdem die Versuchsbedingungen gleich bleiben. Während sie soeben noch nach links krochen, wenn die Entfernung *Rl* relativ groß war gegenüber *Rr*, muß für die nächsten Versuche *Rl* immer mehr verringert werden, um dies noch zu erreichen, und schließlich werden sie überhaupt, ohne sichtbaren Grund, phototaktisch indifferent. Dies vollzieht sich in sehr kurzer Zeit, da jeder Kriechversuch nur etwa 5—10 Sekunden dauert: Mußte z. B. *Rl* in zwei aufeinanderfolgenden Versuchen stark verringert werden, so wurden sie schon im nächsten oder zweitnächsten Versuche, oder wenn *Rl* schwächer verringert werden konnte, erst nach mehreren Versuchen indifferent. Auf Grund zahlreicher Beobachtungen konnte ich geradezu voraussagen, wie lange es in solchen Fällen bis zum Auftreten der Indifferenz noch dauern würde. Die Kriechgeschwindigkeit bot keinen Anhalt dazu. Sie ist kaum verschieden bei stärkster wie bei schwacher Phototaxis. Dies liegt wohl daran, daß sie keiner Steigerung mehr fähig ist, trotz intensiven Bestrebens des Tieres, zum Licht zu gelangen.

Wenn eine gut phototaktisch auf die Lampe zukriechende Biene

durch Berühren mit dem Finger, Umwerfen oder Anblasen gestört wird, wird sie meist sofort phototaktisch indifferent, oder es nimmt doch ihre Phototaxis ab. Sie kriecht in letzterem Falle nicht mehr so einwandfrei wie früher. Wenn vor der Störung *Rl* schon sehr groß genommen werden kann, muß nachher diese Distanz stark verringert werden, um noch eine Wendung des Tieres nach links zu erreichen. Erst allmählich, mit dem Stärkerwerden der Phototaxis, kann *Rl* wieder vergrößert werden.

Es ist bekannt, daß gesunde Bienen im Stocke nur dann defäzieren, wenn ihnen eine Möglichkeit auszufliegen nicht geboten ist, etwa bei langdauernder Kälte. Meinem Völkchen konnte ich begreiflicherweise während des Winters keinen Ausflug in die Freiheit gestatten. Durch die vermehrte Zehrung infolge der günstigen Temperatur und öfteren Fütterung war der Enddarm der Bienen gegen Ende des Winters, im Februar und März, von Kot erfüllt[1]. Merkwürdigerweise betrachteten die Bienen den Vorraum als zum Stocke gehörig und defäzierten in ihm nur höchst ungern. Erst auf den Versuchstisch gebracht, fühlten sie sich anscheinend wie in Freiheit und entleerten sich dann fast stets, manche gleich zu Beginn der Versuche, andere während derselben. Nach der Defäkation waren die Bewegungen zum Lichte lebhafter, und die Entfernung *Rl*, bisher nicht viel größer wie *Rr*, konnte mit einem Schlage stark vergrößert werden.

Ich lege bei diesen Versuchen größtes Gewicht auf die Beobachtung, daß bei starker Phototaxis die Bienen anscheinend auf die Erregung des freien Ocellus stärker reagieren als bei schwacher Phototaxis. In Tausenden von Einzelversuchen mit einigen hundert Bienen habe ich kein einziges Mal eine Ausnahme gefunden.

Nach all dem Gesagten darf man das Verhältnis der Entfernungen *Rl* zu *Rr*, bei welchem noch eine Reaktion nach links auftritt, geradezu als Maß für die Stärke der Phototaxis auffassen; je größer *Rl* im Verhältnis zu *Rr*, desto stärker ist sie.

Wird der Medianocellus und auch noch ein lateraler freigelassen, so ist das erreichbare Maximum niemals so groß, wie wenn nur der laterale

[1] Die Untersuchungen von Prilutzki (1926) bezüglich des Haltens von Bienen wintersüber im warmen Raum waren mir nicht zugänglich. Sie wurden mir außerdem zu spät bekannt, um sie eventuell berücksichtigen zu können. — Zahlreich waren die Toten, die ich öfters entfernen mußte. Sie wurden aber durch genügend ausschlüpfende junge Bienen wieder ersetzt, so daß ich das Völkchen nur wenig geschwächt ins Frühjahr bringen konnte, trotzdem ich doch etwa 5—600 Bienen, für das kleine Völkchen eine große Zahl, für Versuche entnommen hatte. Ich bin geneigt den starken Totenfall lediglich auf die Überfüllung des Darmes mit Fäzes zurückzuführen, da ich keine Nosemasporen nachweisen konnte (vgl. Beling 1929, S. 312, die unter ähnlichen Bedingungen starken Totenfall hatte, allerdings bei Vorhandensein von Nosema).

allein freibleibt. Wird jedoch erst umgeschaltet, wenn die Biene über den Nullpunkt gekrochen ist, so wird es wieder größer, da jetzt der Medianocellus nicht mehr vom Licht getroffen wird. Dies beweist, daß der Medianocellus außer nach vorne auch noch stark seitlich sieht.

Daß die lateralen Ocellen auch von oben rückwärts Licht zu perzipieren vermögen, trotzdem ihr Gesichtsfeld dorthin durch die Behaarung begrenzt erscheint, beweist folgender Versuch: Der linke laterale Ocellus ist freigelassen. Es werden nur die Lampen *Bl* und *Br* verwendet und die Bienen von einer zur anderen ununterbrochen kriechen gelassen, so zwar, daß stets jene Lampe ausgelöscht wird, der sich die Biene laufend genähert hat. Im selben Augenblicke wird die andere, zu ihr genau oben rückwärts befindliche Lampe entflammt: In fast allen Fällen drehen sich die Bienen nach links um. Ein ähnlicher Fall begegnete uns schon früher im Dreilampenversuch. Die in Abb. 5 gezeichnete Schleifenbildung wird ebenso durch den freien linken Ocellus verursacht, der von *Br*, also von rückwärts, wenn die Biene nach links abgebogen hat, mehr Licht enthält als von der weit entfernten Lampe *Bl*.

Die eben beschriebenen Versuche wurden bei 18° C angestellt, da die Bienen bei einer höheren Temperatur allzu lebhaft sind und dann ihre Phototaxis starken Schwankungen unterliegt. Sie kriechen in diesem Fall überhaupt nicht gerne auf das Licht zu, sind sehr aufgeregt und versuchen stets aufzufliegen. Diese Umstände machen das Gelingen der Versuche bei höheren Temperaturen manchmal geradezu unmöglich. Immerhin gelingt es bei einer größeren Serie von Versuchstieren mit einigen zu experimentieren, wenn sie sich auch anfänglich vielfach phototaktisch indifferent verhalten.

Wir haben früher (S. 357) gefunden, daß Stockbienen, denen nur ein lateraler Ocellus freigelassen wurde, unterhalb 16° nicht negativ phototaktisch wurden, ebenso wie wenn ihnen alle Ocellen überstrichen worden wären. Der Dreilampenversuch gibt uns auch hier nähere Aufschlüsse. Die Bienen bleiben zwar gegenüber einer Lichtquelle allein positiv, sobald aber die zwei seitlichen brennen, werden sie negativ gegen jene, die auf der Seite des freien Ocellus liegt, in unserem Falle, da der linke Ocellus frei ist, gegenüber der linken. Die Umstände, bei denen hier die rechte Lampe mehr oder minder bevorzugt wird, sind dieselben, unter denen es bei 18° mit der linken geschah. Die geringere Temperatur hat eine verminderte Lebhaftigkeit zur Folge. Diese ist zwar nicht mit einer bedeutend verminderten Kriechgeschwindigkeit, wohl aber mit einer ziemlich konstanten und starken Phototaxis verbunden, wobei das bei höheren Temperaturen allfällig zögernde, unruhige und indifferente Herumkriechen unterbleibt. Das optimale Maximum für das Verhältnis von *Rr* zu *Rl* ist gleich wie früher für *Rl* zu *Rr*. Ein Freilassen des Medianocellus und eines lateralen hat, wie erwähnt, negative

Phototaxis zur Folge, weshalb mit solchen Bienen im Dreilampenversuch bei niedriger Temperatur nicht experimentiert werden konnte.

Bei einer allmählichen Erniedrigung der Temperatur von 18⁰ auf etwa 15⁰ während einer Anzahl aufeinanderfolgender Versuche mit einer Biene wendet sie sich beim Umschalten zunächst ganz normal zur weiter entfernten linken Lampe, deren Entfernung bei abnehmender Temperatur verringert werden muß, wenn dies noch geschehen soll. Dann wendet sie sich nach rechts, wobei die Entfernung *Rr* gegen *Rl* allmählich vergrößert werden kann bis zum jeweiligen Maximum. Abb. 6 zeigt das Verhalten einer Biene bei Temperaturerniedrigung, aber gleich großen Entfernungen.

Um zu untersuchen, ob das Verhältnis der Entfernungen *Rr* und *Rl* vielleicht von der absoluten Lichtstärke der beiden Lampen abhängig ist, so daß etwa, wenn ihre Lichtstärke gering ist, sich die Bienen noch

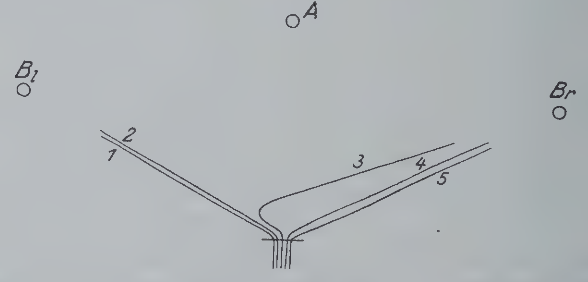


Abb. 6. Kriechspuren einer Biene mit freiem linken Ocellus bei allmählicher Temperaturerniedrigung bis unter 16⁰. Die Zahlen geben die Aufeinanderfolge der Versuche an. In Spur 3 wird die Biene während des Kriechens zur Lampe *Bl* ihr gegenüber negativ phototaktisch.

mehr nach den Eindrücken der Ocellen richten und dementsprechend im Dreilampenversuch bei 18⁰ und freiem linken Ocellus *Rl* größer genommen werden kann wie bisher, wurde ein Lampenwiderstand in den Stromkreis der Seitenlampe eingefügt, der beliebig ein- oder ausgeschaltet werden konnte. Freilich wurde dadurch mit der Quantität auch die Lichtqualität verändert, wie sich aber ergab, ohne merkbare Folgen für das Resultat. War nun bei normal hellbrennenden Lampen für eine Biene jene Entfernung zur linken Lampe gefunden, die gerade noch hinreichte, daß sie sich nach links wendete, so wurde für den nächsten Versuch, während die Biene zur Lampe *A* kroch, der Widerstand eingeschaltet und hierauf umgeschaltet. Die Bienen wendeten sich in solchen Fällen stets ganz normal nach links. Wurde aber *Rl* bei normalbrennenden Lampen gerade so groß genommen, daß sich die Tiere nicht mehr nach links wendeten, so taten sie es auch nicht nach Herabsetzung der Lichtstärke. Auch umgekehrt wurde vorgegangen, zuerst bei schwachem Licht der Grenzwert ermittelt und bei hellem Licht überprüft; er blieb ebenfalls gleich.

Die Lichtstärken waren bei diesen Versuchen manchmal derart verschieden, daß das eine Mal die Lampen sehr hell, mit etwa 70 HK, brannten, während sie das andere Mal kaum so viel Licht abgaben, daß ich die kriechende Biene erkennen konnte.

Versuche mit Camponotus-Weibchen.

Die ocellenlosen Arbeiterinnen von *Camponotus* weisen keine bestimmte Phototaxis auf; das bedeutet meiner Ansicht nach nicht etwa eine bestehende Korrelation zwischen Ocellenlosigkeit und phototaktischer Indifferenz, sondern ist wohl lediglich eine Folgeerscheinung der Lebensgewohnheit. Die Männchen sind, wie schon bemerkt, zu hinfällig, als daß man sie für Versuche verwenden könnte. Sie gehen in der Gefangenschaft meist rasch zugrunde. Dagegen erscheinen *Camponotus*-Weibchen im normalen Zustand negativ phototaktisch. Hebt man einen Stein auf, unter dem sich ein Nest befindet, so versuchen sie lebhaft in die in die Erde führenden Gänge zu flüchten oder sich sonstwie zu verstecken. Im Versuchsgefäß verhalten sie sich auch negativ bei Reizung, sei es durch Klopfen auf das Gefäß oder plötzlicher Belichtung. Wenn man sie aber sehr stark, etwa durch Umwerfen mit dem Finger reizt, können sie auch positiv werden und in höchster Erregung dem Lichte zueilen. Beide Reaktionen kann man als Fluchtreaktionen auffassen. Sind sie negativ, so versuchen sie sich zu verstecken, aufs höchste erregt, suchen sie ihre Rettung in der Flucht zum Licht. Dabei versuchen sie auch wohl (was bei ihnen sonst höchst selten geschieht) aufzufliegen, um sich vom Ort der Gefahr möglichst schnell zu entfernen. Doch herrschen individuelle Verschiedenheiten, da manche auch durch kräftige Reizung nicht positiv werden. Außerdem werden sie auch positiv, wenn man ihnen im Zimmer die Freiheit gibt und sie ungestört läßt. Man findet sie nach einiger Zeit in der Nähe des Fensters sitzen.

Leider erfüllte *Camponotus* die gesetzten Erwartungen nicht vollständig. Es gelang mir insbesondere nicht, bei Freilassung nur eines seitlichen Ocellus außer den Komplexaugen, ähnliche Resultate zu erzielen wie bei den Bienen. Der Grund liegt darin, daß sich die negative Phototaxis im Dreilampenversuche nicht deutbar auswirkt.

1. Versuchsreihe.

Zwei Gefäße mit je 15 Ameisen, wovon an den einen die Ocellen ausgeschaltet waren, wurden nebeneinander aufgestellt und darüber in einer Höhe von etwa 30 cm eine Lampe von 200 Watt aufgehängt. Die Tiere wurden zunächst bei völliger Finsternis einige Tage in Ruhe gelassen. Bei der sodann folgenden Belichtung wurde jede Erschütterung vermieden. Es zeigte sich, daß alle Ameisen sofort und heftig

reagierten, ohne merkbare Latenzzeit. Die Bewegungen hielten etwas über 1 Minute gleichmäßig an, um dann ziemlich rasch abzuflauen. Dann nahmen die Ameisen ihre charakteristische Ruhestellung ein, wobei der Kopf mit der Unterseite die Unterlage berührt. Jetzt wird nur hie und da eine Antenne gerührt oder es kriecht auch wohl noch ein Tier etwas herum. Bei Erschütterung reagieren sie sofort wieder in der angegebenen Weise und zwar um so stärker und länger, je kräftiger der Reiz war und je mehr Zeit seit der letzten Störung vergangen ist.

Die Belichtungsversuche wiederholte ich längere Zeit mit Intervallen von Tagen, um zu finden, ob nicht doch eine geringe Latenzzeit auftreten würde, wie sie Bozler für *Drosophila* angibt. So wurden die Ameisen einmal, nachdem ich sie einen Tag in Ruhe gelassen hatte, um 9 Uhr Vormittag belichtet. Da zeigte es sich, daß *die Normalen sofort reagierten, ohne daß ein Unterschied zu den früheren Reaktionen zu bemerken gewesen wäre, während die Ocellengeblendeten die ersten 30 Sekunden sich vollkommen ruhig verhielten.* Dann begannen sich einzelne langsam zu bewegen, die Bewegungen wurden rascher und erreichten ihren Höhepunkt nach abermals 30 Sekunden. Sie bewegten sich jedoch nicht so intensiv wie die Normalen. Dann begannen die Bewegungen wieder allmählich schwächer zu werden, um schließlich ganz aufzuhören, worauf die Ameisen ihre Ruhestellung einnahmen. Während also die Normalen schon beinahe ruhten, befanden sich die Ocellengeblendeten erst auf dem Höhepunkt ihrer Erregung.

Es erschien mir eigenartig, daß das eine Mal die Belichtung keine Abweichung im Verhalten der Ameisen ohne Ocellen zeitigte, während das andere Mal ein so großer Unterschied auftrat. Bald ergab sich eine gesetzmäßige Formulierung dieser Erscheinung. Wurde nämlich unter Tags belichtet, auch wenn tagelang nicht die geringste Beunruhigung vorgekommen war, so reagierten alle gleichzeitig. Geschah dies aber vor ungefähr 9.30 Uhr früh, so trat ganz regelmäßig die Latenzzeit bei den Ocellengeblendeten auf. Dies legte mir den Schluß nahe, daß die lange Latenzzeit dadurch bedingt war, daß die Tiere zu jener Zeit schliefen und daß die auf die Komplexaugen einwirkenden Lichteindrücke nicht so stark waren, die Ameisen plötzlich aus dem Schlaf zu wecken.

2. Versuchsreihe.

Bei der in den vorigen Versuchen geschilderten Belichtung fiel es mir auf, daß die Ameisen mit funktionsfähigen Ocellen sich vor dem Licht scheuten, während die Ocellengeblendeten an den Wänden des Glasgefäßes emporzuklettern versuchten. Diese Beobachtung führte zur Gestaltung einer weiteren Versuchsreihe. Hierfür wurde die Lampe seitlich von den Glasbehältern angebracht und diese mit ihren Längskanten parallel zum Lichteinfall nebeneinander aufgestellt. Nach einer

längeren Ruhepause belichtete ich. Auf ein kurzes Erregungsstadium von 2—3 Sekunden, bei dem die Bewegungen weder zu noch vom Licht gerichtet waren, folgte bei den normalen Ameisen ausgeprägt starke negative Phototaxis. Sie flüchteten nach der dem Licht abgewendeten Seite des Behälters. Die Ocellengeblendeten dagegen suchten intensiv zum Licht zu gelangen und kletterten dabei auch, wenn der Lichteinfall schräg von oben kam, an den Wänden der dem Licht zugekehrten Seite des Gefäßes empor, bis nach der vorhin angegebenen Zeit in beiden Behältern wieder Ruhe eintrat[1].

Bei diesen Versuchen muß, wenn die Reaktionen deutlich und kräftig sein sollen, zwischen zwei Belichtungen ein Intervall von mindestens 6—8 Stunden Dunkelheit eingeschaltet werden.

Ich ließ die Tiere meist über 15 Stunden in Ruhe. Wird ein Versuch schon nach 2 Stunden wiederholt, so sind die Reaktionen sehr undeutlich und eine Belichtung nach einer halben Stunde hat meist nur Bewegung der Fühler zur Folge. Die Intensität und Dauer der Reaktionen nimmt auch um so mehr ab, je länger die Gefangenschaft dauert, so daß nach einigen Monaten bei Belichtung keine deutbaren Bewegungen mehr auftreten.

Die Ameisenweibchen, mit denen diese beiden Versuchsreihen gemacht wurden, fing ich Anfang Juni 1928 in einem Nest unter einem Stein. Obwohl in jener Gegend, woher ich sie mir holte, zahlreiche *Camponotus*-Nester in der gleichen Weise angelegt waren wie dieses, waren doch in keinem weiteren Weibchen anzutreffen. Unter vielen Steinen und in morschen Baumstrünken fand ich bereits entflügelte, also befruchtete Weibchen, die in Nestgründung begriffen waren. Das Nest, aus dem meine Versuchstiere stammten, schien deshalb in der Entwicklung zurückgeblieben zu sein, weil es durch einen Strauch beschattet war. Die Weibchen wären wahrscheinlich an einem der nächsten Tage auf Befruchtung ausgeflogen.

Die Versuche mit *Camponotus* wurden im Juni 1928 ausgeführt. Mitte Juli wurde unterbrochen und erst im Herbst wieder damit begonnen. Die Versuche glückten aber nicht mehr, die Reaktionen auf Belichtung waren ganz undeutlich geworden. 1929 wollte ich die Versuche weiterführen, besonders über die Dauer und Tiefe des Schlafes und auch über eine allfällige Gewöhnung an den Ausfall der Ocellen nach längerer Belichtung, wie ich sie mittlerweile bei den Bienen kennen gelernt hatte, Beobachtungen anstellen. Nur in einem Neste fand ich im Mai Weibchen, 80 an Zahl. Dieses Nest befand sich in einem Baumstrunke, den ich ausgrub. Die Weibchen fing ich in etwa $^1/_2$ m Tiefe unter dem Wurzelstocke. Mit den aus diesem Neste stammenden Weibchen glückte merkwürdigerweise weder die erste noch die zweite Versuchsreihe. Die Reaktionen waren ungleich schwächer wie im Vorjahre und schon nach 3 Wochen in Hinsicht der Phototaxis kaum zu erkennen. Was daran schuld war, vermag ich nicht zu sagen. Eine Vermutung ist die, daß sich die Ameisen nicht in dem richtigen Stadium der Geschlechtsreife befanden. Die im Jahre 1928 gewonnenen Resultate waren aber so ungemein deutlich, daß ich an ihrer Richtigkeit nicht zweifeln kann.

---

[1] Diese Beobachtung veranlaßte mich auch zu meinen obigen analogen Versuchen mit Bienen.

Es sei noch bemerkt, daß die *Camponotus*-Weibchen im Juli und August 1928 in der Mitte der Gefäße zahlreiche Eier legten, die nach einiger Zeit nicht mehr vorhanden waren. Anscheinend wurden sie aufgefressen. Die im Jahre 1929 gefangenen Ameisen legten ebenfalls in den angegebenen Monaten Eier. Ein Teil derselben schlüpfte aus; die Larven befanden sich bis in den Dezember hinein in Pflege und wurden dann ebenfalls aufgefressen.

Diskussion.

Die Ergebnisse, die ich mit normalen Bienen in der ersten Versuchsreihe erhielt, fallen zwar nicht in das Gebiet der Ocellenfunktion, bieten aber interessante Einblicke in die Psyche der Bienen.

Um sie kurz zusammenzufassen: Bienen, die aus dem Stock genommen wurden, reagierten oberhalb einer Temperatur von 16⁰ positiv pototaktisch, darunter negativ. Diese Temperatur, bei der die Umstimmung erfolgt, fand ich nicht variabel bei einer großen Anzahl von Versuchstieren. Sind sie aber im Begriff auszufliegen, so bewirkt auch eine Herabsetzung der Temperatur, selbst bis zu 8⁰, bei welcher die Bienen allmählich erstarren, keine Umkehr der positiven zu negativer Phototaxis.

Den ersteren Fall hat, wie eingangs angeführt, schon Götze beobachtet, ohne ihm eine Bedeutung beizumessen, ohne auch anzugeben, ob es sich um Bienen aus der Beute oder um ausfliegende handelte. Die Temperatur, bei der er die Umkehr erhielt, gibt er jedoch mit 14⁰ an. Es ist möglich, daß dieser Unterschied bedingt wird durch geringere Empfindlichkeit der in nördlicheren Breitegraden lebenden Bienen gegen Kälte.

Zur Erklärung der Phototaxisumkehr müssen wir uns vorstellen, daß sich die unvermittelt aus der Beute entnommenen Bienen noch in ,,Stockstimmung" befinden, da sie sich offenbar nicht bewußt sind, ihn aktiv verlassen zu haben. Eine negative phototaktische Reaktion wäre in diesem Falle gleichzusetzen einem triebhaften Aufsuchen des Stockdunkels, wo sich auch das Volk befindet.

Jedem genauer beobachtenden Imker ist es aber bekannt, daß Bienen auch bei weniger als 16⁰ die Beute verlassen und es werden vielfach Vorkehrungen getroffen, die Bienen an Ausflügen im zeitigen Frühjahre zu verhindern, da sonst viele erstarren und starker Volksverlust auftritt. Der Reinigungsausflug im Frühling dürfte sogar meistens bei einer Temperatur unter 16⁰ stattfinden. Die Bienen müssen dazu, um die Scheu vor der Kälte zu überwinden, eine Umstimmung erfahren, die ,,Stockstimmung" verwandelt sich in die ,,Ausfliegestimmung". Diese Umstimmung geschieht bei den betreffenden Bienen sicherlich innerhalb des Stockes und in sehr kurzer Zeit, und hat ihren Grund in dem Bestreben, Handlungen außerhalb der Beute zu verrichten, die notwendig sind zum Gedeihen der Gemeinschaft. Das sind unter an-

deren, so weit es für uns in Betracht kommt, Defäzierung, Nahrungssuche und Verenden.

Es ist merkwürdig, daß in „Ausfliegestimmung“ befindliche Bienen, in die Glasgefäße gebracht, mehrere Stunden die gleiche Reaktion zeigten; es wird vielleicht dadurch erklärbar, daß der Drang zum Ausflug infolge der Gefangennahme nicht befriedigt werden konnte, dadurch längere Zeit bestehen blieb und erst später allmählich abklang.

In ein ganz anderes Gebiet fällt das nächste Ergebnis der ersten Versuchsreihe, daß Bienen, die in „Stockstimmung“ sind und also bei Kälte negativ phototaktisch reagieren, nach Ausschaltung der Ocellen positiv werden. Es ist dieser Fall nicht mit dem eben besprochenen zu vergleichen, sondern als eine Störung des normalen phototaktischen Verhaltens aufzufassen, die nur der Ausfall der Ocellen verursacht haben kann. Ein völliges Analogon dazu bietet die zweite Versuchsreihe mit den Ameisen, die ebenso unter Umständen, unter denen sie negativ sind, nach Ausschaltung der Ocellen positiv erscheinen. Unzweifelhaft richtig ist daher die Annahme, daß die Funktion der Ocellen im Gebiet phototaktischer Reaktionen liegt, daß diese sogar mit größter Wahrscheinlichkeit bei normalen Tieren ganz vom Vorhandensein funktionsfähiger Ocellen abhängig sind, wenn sie negativ ausfallen sollen. Insekten, die keine Ocellen besitzen, sind in diesem Falle natürlich nicht auf sie angewiesen. Wir sahen ja auch, daß die Komplexaugen die Funktion der Ocellen in sehr kurzer Zeit übernehmen können, was aber an der Tatsache nichts ändert, daß funktionsfähige Ocellen für das Entstehen negativer Phototaxis von Bedeutung sind. Auf welche Weise dies geschieht, ist völlig unklar und wird wohl kaum ergründet werden können.

Wir sehen, daß ein seitlicher Ocellus allein die Bienen nicht negativ phototaktisch werden läßt, wohl aber der Medianocellus allein. Dieser erregt anscheinend beide Körperhälften und ersetzt daher in diesem Falle zwei Ocellen. Er ist ja, wie z. B. Zavřel (1903) für *Vespa* betont, aus zwei bilateral-symmetrischen Anlagen hervorgegangen, und man sieht dies auch noch am fertigen Ocellus der Biene (vgl. Redikorzew 1900).

Hierher gehören auch die Verhältnisse, wie wir sie beim Dreilampenversuch bei einer Temperatur unter 16° und mit Bienen mit nur einem seitlichen freien Ocellus antrafen. Zunächst erscheinen solche Bienen abnorm positiv phototaktisch, wie wenn ihnen alle Ocellen ausgeschaltet worden wären. Der Dreilampenversuch läßt jedoch auf der Seite des freien Ocellus eine partielle negative Phototaxis erkennen, indem erst eine starke Annäherung der Lampe dieser Seite solche Tiere veranlaßt, sich ihr zuzuwenden. Warum allerdings diese Lampe schließlich dennoch bevorzugt wird und warum das erreichbare Maximum der Entfernungen hier dasselbe ist wie bei den Versuchen bei Temperaturen über 16°, dafür kann ich keine befriedigende Erklärung finden.

Die dritte Versuchsreihe ist wichtig zum Verständnis der vierten. Einer Erklärung bedarf sie nicht. Wohl aber möchte ich auf die Art des Kriechens beim Umschalten näher eingehen. Ist die Phototaxis der Bienen stark, so kriechen sie auf die Lampe *A* beinahe schnurgerade los, vorausgesetzt, daß die Unterlage eben ist. Man könnte nun annehmen, daß, wenn die Lampe, auf die sie zulaufen auslöscht und die beiden anderen aufflammen, der Kriechweg vom Moment des Umschaltens an eine Gerade bilden müßte in der Richtung zu jener seitlichen Lampe, für die sich die Biene entschieden hat. Dies ist ja tatsächlich vielfach, ja sogar meistens der Fall, und mit Kühn als Telotaxis zu bezeichnen. Es kam aber auch vor, daß dann, wenn die Lichtstärken beider Seitenlampen für die Biene annähernd gleich waren, sie sich sowohl in der dritten wie auch in der vierten Versuchsreihe zuerst ein Stück geradeaus bewegten, bevor sie sich für eine der Lampen entschieden. Sie richteten sich dabei auch wohl etwas auf und ich hatte den

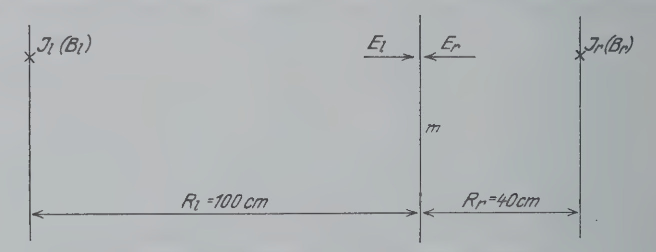


Abb. 7. Skizze zur Berechnung der Beleuchtungsstärke.

Eindruck, als ob sie wohl empfänden, daß das Licht von den Seiten kommt, sich aber wie durch einen Zwang in der Richtung der Resultierenden der beiden Lichtkräfte weiterbewegten. Das sind Anklänge an Tropotaxis. Wenn nur mit den beiden seitlichen Lampen gearbeitet wurde, konnte ich dies niemals bemerken. Es ist auch möglich, daß jenes Verhalten, wie auch das bogenförmige Abweichen von der erwarteten Kriechspur (Abb. 3) zum Großteil dem nachwirkenden Reiz der Lampe *A* zuzuschreiben ist.

Von größter Wichtigkeit ist die vierte Versuchsreihe. Der Biene steht zur Auswertung der Lichteindrücke der rechten Seite nur das rechte Komplexauge, für die der linken Seite das linke Komplexauge und der linke Ocellus zur Verfügung. Dadurch, daß man die Entfernung der linken Lampe von der Mittellinie, auf der die Biene kriecht, gegenüber jener der rechten beliebig vergrößert, kann man ein beliebiges Verhältnis der die Mittellinie treffenden Beleuchtungsstärken erhalten. Ist die Beleuchungsstärke links geringer als rechts und die Biene wendet sich trotzdem zur linken Lampe, so muß diese Reaktion der linke freie Ocellus verursacht haben. Es hat eine Addition der Erregung des

Ocellus, welcher Art sie auch sein mag, zu der des Komplexauges stattgefunden. Ohne weiteres läßt sich ausrechnen, wievielmal mehr die Biene bei stärkster positiver Phototaxis auf die Lichteindrücke der Ocellen reagiert, wie auf die der Komplexaugen. Es sei laut Abb. 7 *Il* die Lichtstärke der linken Lampe, *Ir* die der rechten, *El* die Beleuchtungsstärke auf der Mittellinie links, *Er* jene rechts, *Rl* (100 cm) das normale Entfernungsmaximum von der Mittellinie (*m*) zur Lampe *Bl*, *Rr* die Entfernung (40 cm) zur Lampe *Br*. Die Berechnung ergibt:

$$E_l = \frac{I_l}{R_l^2}; E_r = \frac{I_r}{R_r^2}; \frac{E_l}{E_r} = \frac{\frac{I_l}{R_l^2}}{\frac{I_r}{R_r^2}};$$

I_l und I_r sind in unserem Falle gleich groß, daher

$$\frac{E_l}{E_r} = \frac{R_l^2}{R_r^2} = \frac{100^2}{40^2} = \frac{100}{16} = \frac{6 \cdot 25}{1} \text{ oder } E_r : E_l = 6 \cdot 25 : 1.$$

Es trifft also das rechte Komplexauge 6,25mal soviel Licht wie das linke. Trotzdem fand die Wendung nach links statt. Für die Biene war demnach das Verhältnis der Beleuchtungsstärken nicht 1 : 6,25,

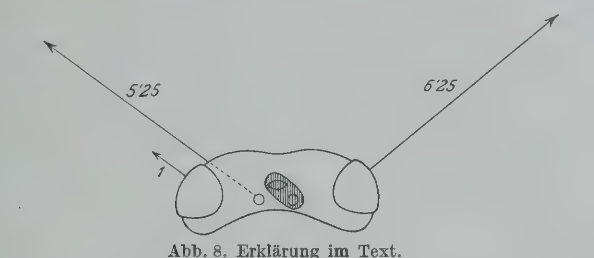


Abb. 8. Erklärung im Text.

sondern zumindestens gleich, das ist 6,25 : 6,25. 5,25 gibt uns als additives Glied zu 1 an, um wievielmal stärker die Bienen bei stärkster positiver Phototaxis auf die Erregungen der Ocellen reagieren als auf jene der Komplexaugen allein. Dies wäre eine ausgezeichnete Übereinstimmung mit den an Hand von Augenkonstanten ermittelten Befunden HOMANNS (1924), daß die Ocellen den Komplexaugen in der Lichtstärke um ein bedeutendes überlegen sind[1]. Abb. 8 gibt eine Horizontalprojektion eines Bienenkopfes wieder. In ihr sind zum besseren Verständnis des Gesagten die Stärken der Reaktionen auf Licht für die freigelassenen Augen eingezeichnet, wie sie in unserem Versuch zu finden waren, wenn *Rl* zu *Rr* sich wie 2,5 : 1 verhielt.

Ein weiteres Ergebnis ist, daß das jeweilig bestehende Verhältnis zwischen den Reaktionsstärken auf Grund der Erregungen der Ocellen

[1] Doch ist neuerdings WOLSKY (1930) zu einem gerade entgegengesetzten Ergebnisse gekommen.

und der Komplexaugen ganz unabhängig ist von der jeweils herrschenden absoluten Lichtstärke. Daher können die Ocellen nicht Organe des Dämmerungssehens sein. Der Satz HOMANNS (S. 573): „Die lichtstarken Ocellen ermöglichen den Tieren das Helligkeits- und Richtungssehen, wenn sie in Verhältnisse kommen, wo die Lichtstärke der Facettenaugen nicht mehr ausreicht", erscheint hiermit widerlegt. Daß er nicht richtig ist, dafür spricht ja auch der experimentelle Befund BOZLERS, daß *Drosophila* nach Ausschaltung der Ocellen gleiche Reizschwelle für Licht besitzt wie normal.

Das meines Erachtens wichtigste Ergebnis ist, daß bei positiver Phototaxis die Bienen *die Lichteindrücke der Ocellen um so mehr auswerten, je stärker ihre Phototaxis ist. Die Phototaxis also ist das Primäre.* Sie ist eine Stimmung des Tieres, mag verschiedene Ursachen haben und setzt bei unseren Tieren funktionsfähige Komplexaugen voraus. *Die Reaktion auf die Ocellenerregung aber erfolgt sekundär.*

Die Lage und Blickrichtung der Ocellen spricht dafür, daß sie aus verschiedenen Richtungen Lichteindrücke zu empfangen vermögen. So beschreibt LINK (1909) die Stellung der Ocellen von *Neuronia ruficrus* (S. 215): „Der Medianocellus liegt in der Mitte zwischen den beiden Antennenwurzeln. Sein Sehfeld ist nach vorn und abwärts gerichtet. Die beiden seitlichen . . . sind scharf nach den Seiten gerichtet. Dieser Anordnung der Ocellen am Kopf muß man eine große Bedeutung beilegen, wenn man sie für wichtige Orientierungsmittel hält; denn ihre Längsachsen liegen in drei aufeinander senkrecht stehenden Ebenen und stellen die Hauptrichtungen vor, in denen eine Bewegung des Tieres stattfinden kann." Dieselben Blickrichtungen, kaum mit geringen Abweichungen, gibt er bei den *Neuropteren, Lepidopteren* und hemimetabolen Insekten stets an, wenn er auf die Lage der Ocellen zu sprechen kommt. Mit vollem Rechte findet GÖTZE (S. 239), der bei allen von ihm untersuchten *Hymenopteren* grundsätzlich ähnliche Anordnungen der Ocellenachsen feststellen konnte, wie auch ähnlich schon vor ihm REDIKORZEW (1900), HESSE (1901), DEMOLL und SCHEURING (1912), CAESAR (1913) und v. HESS (1920), es eigentümlich, „daß die Physiologen diese grundlegende Tatsache niemals eingehend gewürdigt, ja geradezu mißverstanden haben (HOMANN)". Nach HOMANN sollen die Gesichtsfelder von *Eristalis* nahezu identisch sein. Dies steht aber in Widerspruch zu seiner Theorie, daß die Ocellen Helligkeit und Lichtrichtung bei schwachem Licht perzipieren sollen. Damit wäre jedenfalls eine Orientierung verbunden, und diese geschieht, wenn drei Augen zur Verfügung stehen dann am besten, wenn sie dreiachsig angeordnet sind und verschiedene Gesichtsfelder besitzen. Und dies ist auch bei *Eristalis* der Fall, wie unter dem Mikroskop bei schwacher Vergrößerung erkennbar ist.

Unsere dritte Versuchsreihe läßt den Schluß zu, daß die *lateralen Ocellen seitliches Licht unbedingt als solches empfinden.* Der Versuch, angestellt mit Minusdistanzen, sowie die Variation mit nur zwei Lampen besagt, daß das Licht auch von rückwärts, zwischen den Chitinhaaren hindurch die Ocellen erregen kann und deshalb das Gesichtsfeld dorthin durch die Behaarung nicht eingeschränkt wird. Sie ist genügend schütter, um Licht durchzulassen.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß die Ocellen Lichtsinnesorgane sind, die auf die phototaktischen Bewegungen entscheidenden Einfluß haben, sie jedoch allein nicht auszulösen vermögen (nach Ausschaltung der Komplexaugen). Man kann annehmen, daß die Technik des Ausschaltens der Insektenaugen erst in der letzten Zeit durch Verwendung von Nigrosinlack und geschwärztem Wachs einwandfrei wurde; deshalb dürfen Befunde mancher älterer Autoren, daß nach Ausschaltung der Komplexaugen noch positive Phototaxis auftritt, vernachlässigt werden. BOZLER weist darauf hin, wie schwierig es ist, die Komplexaugen völlig auszuschalten. Bleibt ein winziges Stückchen frei oder ist der Überzug nicht völlig lichtdicht, so tritt sofort Phototaxis auf. *Formica rufa* benimmt sich nach HOMANN nach Ausschaltung der Komplexaugen wie blind. Meine *Camponotus*-Weibchen verhielten sich in diesem Fall genau so wie HOMANN (S. 564) angibt: „. . . daneben fiel auf, daß sie die Fühler tiefer am Boden gesenkt trugen als die normalen Tiere, ein Zeichen, daß nach dem Verlust des Gesichtssinnes der Geruchssinn und der Tatsinn in erhöhtem Maße zur Orientierung herangezogen werden.“ Ich machte außerdem die Beobachtung, daß sie beim Kriechen mit den Antennen ihre Umgebung abtasteten (Kontaktsinn). *Eine phototaktische Reaktion trat nie auf.*

Wenn *Camponotus*-Weibchen nach längerer Dunkelhaft plötzlich belichtet wurden, nahmen sie, zur Ruhe gekommen und in der Ruhestellung verharrend, eine lichtsymmetrische Einstellung an, den Kopf dem Lichte zugewendet. Diese ungemein auffallende Einstellung blieb längere Zeit erhalten; nach einigen Stunden wurde sie weniger deutlich und verschwand nach langer Belichtung auch gänzlich. Ameisen mit ausgeschalteten Ocellen verhielten sich ebenso. Sobald aber die Komplexaugen nicht funktionsfähig waren, zeigte sich eine lichtsymmetrische Einstellung nicht einmal andeutungsweise, und auch dann nicht, wenn die Ameisen durch Erschütterung zur Bewegung veranlaßt wurden, ein weiteres Zeichen, daß die Ocellen allein keine Lichtreaktionen auszulösen vermögen.

Ebenso sollen nach BOZLER *Drosophila* wie auch Drohnen sich ohne Komplexaugen wie blind verhalten. GÖTZE beschreibt schwache positive Phototaxis bei komplexaugenlosen Bienen. Ich habe selbst einer größeren Anzahl Bienen die Komplexaugen durch eine starke Schicht

schwarzen Wachses völlig ausgeschaltet und fand, daß die Bienen sich in den Glasbehältern indifferent bewegten, auch wohl an irgendeiner Stelle sich ansammelten, genau wie solche, bei denen auch noch die Ocellen ausgeschaltet waren. Normale sitzen unter diesen Umständen stets an der Lichtseite. Frei auf einen Tisch in die Nähe des Fensters gebracht, krochen sie herum, versuchten auch wohl aufzufliegen, ohne aber auch nach Tagen Phototaxis zu zeigen. Verschiedentlich wird angegeben, daß komplexaugenlose Bienen oder Drohnen im Freien in engen Spiralen in die Höhe fliegen. Dasselbe konnte ich auch beobachten, jedoch flogen meine Bienen nie besonders hoch, etwa bis zu 3 oder 4 m, und dann in Spiralen wieder zu Boden. Vielleicht wirkte hierbei das Gewicht der dicken Wachsschicht etwas mit. Genau so verhielten sich aber auch vollkommen geblendete Bienen. Wenn also diese Insekten nach Ausschaltung der Komplexaugen auf die Lichteindrücke, die die Ocellen allein trafen, nicht die geringste phototaxische Reaktion zeigten, so folgt hieraus, daß die Reizbeantwortung von funktionsfähigen Komplexaugen abhängig ist.

Betont sei noch, daß bei Freilassung nur eines seitlichen Ocellus niemals, auch nicht in der geringsten Andeutung Manegebewegungen stattfanden, wie sie nach Blendung eines Komplexauges auftreten. Auch eine tonische Wirkung des Lichtes auf die Muskelkontraktion, erkenntlich an bestimmter Kopf-, Körper- und Beinhaltung, konnte ich weder bei Bienen noch Ameisen nach der Ocellenblendung beobachten.

Nicht nur bei Blendung aller Ocellen, sondern auch wenn nur zwei ausgeschaltet wurden, trat eine Gewöhnung an ihren Ausfall ein. Ich konnte beobachten, daß solche Bienen im Dreilampenversuch die linke Lampe nach einigen Stunden nicht mehr so sehr bevorzugten, wie früher. Manchmal trat sogar ein Überszielschießen ein, indem statt wie früher die linke, jetzt die rechte Lampe bevorzugt wurde, allerdings nicht besonders stark. Die Gewöhnung ist jedoch nicht gleichmäßig, da manche Bienen überhaupt keine, manche eine schwache und andere wieder eine überstarke zeigten. Eine Regel ließ sich jedenfalls nicht aufstellen.

Herabsetzung oder Vergrößerung der Lichtintensität, wobei nach Bozler der Ausfall der Ocellen bei *Drosophila* in Erscheinung trat, haben auf das normale Verhalten wie auf die Kriechgeschwindigkeit der Bienen gar keinen Einfluß, ob nun die Ocellen ausgeschaltet sind oder nicht, selbst wenn jede Störung des Versuchstieres vermieden wird. Götze scheint dasselbe beobachtet zu haben, weil er angibt, daß seine Nachprüfungen der Bozlerschen Ergebnisse mit Bienen keinen Erfolg hatten.

Nach Bozler sind die Bewegungen der *Drosophila* an das Vorhandensein von Licht gebunden. Das ist bei der Biene in solchem Ausmaße nicht der Fall. Daher ist ein abweichendes Verhalten nicht erstaunlich,

zumal auch diese beiden Insektenarten nicht nahe verwandt sind. Auffällig ist die Übereinstimmung beim Auftreten der Latenzzeit der schlafenden ocellengeblendeten Ameisen und Essigfliegen, nur daß bei ersteren die Reaktion ungleich deutlicher ist. Daraus zu schließen erregen die Ocellen das Nervensystem in einer ganz anderen Weise als die Komplexaugen; sonst könnte nicht das Ausschalten der Ocellen eine derartig auffällige Wirkung ausüben. Es liegt hier übrigens ein eigenartiger Fall vor. Einerseits verhalten sich Ameisen mit freien Ocellen, aber geblendeten Komplexaugen wie blind. Anderseits sehen wir, daß die Komplexaugen allein die schlafenden Tiere sehr langsam aufwachen lassen, während dies bei funktionsfähigen Ocellen sehr rasch geschieht. Man kann daraus wiederum nur den Schluß ziehen, daß eine Ocellenerregung nur bei funktionsfähigen Komplexaugen eine Reaktion zur Folge hat, in diesem Falle eine Beschleunigung derselben.

Die Ansicht von Götze, daß die Ocellen eine Bedeutung bei der „Zieleinstellung auf ruhende Gegenstände aus dem Flug" besitzen, hat nach unseren Befunden, welche ihre Funktion als durchaus im Rahmen der Phototaxis befindlich ergaben, als widerlegt zu gelten. Götze hat die Ocellen abrasiert und die Wunde mit Wachs verschlossen. Wenn nach seinen Angaben nach Entfernung der Antennen ähnliche Flugveränderungen auftraten wie nach seiner Art der Ocellenausschaltung, von 27 operierten Tieren außerdem nur fünf zum Stammvolk zurückkehrten, so ist auf schwere Folgen der Operation rückzuschließen, die auf das Flugbenehmen einwirkten.

Ich habe die Versuche bezüglich des Schwirrens der Bienen vor den Dressurkästen zwar nicht wiederholt, doch fand ich, als ich bei einem Versuch die ganze Vorderseite einer Beute gänzlich veränderte und mit einem Vorbau versah, daß bei dem nun auftretenden lebhaften und suchenden Hin- und Herfliegen frisch ocellengeblendete Bienen sich genau so benahmen wie normale. (Ich hatte die geblendeten Bienen durch einen Farbfleck auf dem Thoraxrücken gekennzeichnet und konnte sie auf diese Weise auch im Flug leicht von den normalen unterscheiden.) Dieser Versuch unterscheidet sich im Prinzip kaum von dem von Götze geschilderten.

Unbedingt lebenswichtige Organe sind die Ocellen nicht. Ich habe Bienen mit unversehrtem Überzug auf den Ocellen noch nach einigen Wochen im Stocke wiedergefunden, im Juni, zur Zeit starken Bienenfluges. Ein abweichendes Verhalten von ocellengeblendeten Bienen gegenüber normalen beim freien Flug konnte ich nicht bemerken. Immerhin kann die Bedeutung der Ocellen nicht unwesentlich sein; sonst wären sie nicht bei so vielen Insektengruppen hoch entwickelt.

Wenn wir nunmehr unsere Ergebnisse überblicken, so sehen wir, daß nur diejenigen Versuche, bei denen phototaktische Tiere verwendet

wurden, einen positiven Ausgang hatten, und deshalb ist die Tätigkeit der Ocellen mit der Phototaxis in engste Beziehung zu bringen. Sie unterstützen offenbar die Komplexaugen bei den Bewegungsreaktionen zum bzw. vom Lichte in entscheidendem Maße. Ein bewegungsteigernder Einfluß trat bei meinen Versuchen allerdings nicht in Erscheinung, wohl deshalb weil die Tiere durch die ungewöhnliche Umgebung schon von vornherein sehr erregt waren.

Bezüglich des Schlafes der Ameisen sei noch bemerkt, daß eine auffallende Übereinstimmung mit den Befunden von BELING (1929) in Bezug auf das Zeitgedächtnis von Bienen besteht. Hier wie dort treten bei den Insekten 24stündig wiederkehrende, unbekannte Faktoren auf, die in dem einen Fall die Bienen die Futterquelle, die zur bestimmten Stunde Futter gibt, aufsuchen, in dem anderen Fall die Ameisen aufwachen und wahrscheinlich auch zur gegebenen Zeit einschlafen lassen. Äußere tagesperiodische Schwankungen wie die von Licht und Temperatur können den Tieren keine Anhaltspunkte dazu geben. Meine Ameisen bekamen in der Dunkelkammer, solange die Beobachtungen währten, kein Tageslicht zu sehen. Nur bei der künstlichen Belichtung, die fast stets nur einige Minuten dauerte, wurde die sie umgebende vollständige Finsternis unterbrochen. Auch die Schwankungen der täglichen Temperatur waren in dem Raume sehr gering. Sie betrugen etwa $^1/_2$—1^0. Besonders morgens, zur Zeit als die Ameisen aufwachten, herrschte längere Zeit eine gleichmäßige Temperatur. Um so eigenartiger erscheint es, daß sie den Zeitpunkt des Aufwachens beinahe auf eine Viertelstunde genau während mehrerer Wochen beibehielten. Zu der Zeit, als ich dies beobachtete, waren mir die Untersuchungen von BELING noch unbekannt. Sobald mir geeignetes Material zur Verfügung stehen wird, gedenke ich diese Beobachtungen über den Schlaf der Ameisen zu vervollständigen.

Anhang. Ergänzende Untersuchungen über den Verlauf der Ocellarnervenfasern und über Pigmentverschiebung im Ocellus.

Die Anatomie der Ocellen der Biene ist von REDIKORZEW (1900), der von *Camponotus* von CAESAR (1913) eingehend untersucht worden, so daß ich auf diese Arbeiten verweise.

Auch ihre Innervierung ist verschiedentlich, für die Biene sowohl als auch für ihr nahverwandten Arten, zum Teil eingehend beschrieben, so von VIALLANES (1887), KENYON (1895), HALLER (1905) und v. ALTEN (1910). Die Kreuzungsverhältnisse der Nervenbündel finde ich aber nirgends richtig dargestellt.

Es besteht ein wesentlicher Unterschied in der Innervierung der Ocellen von *Apis* und *Camponotus* gegenüber *Drosophila*, was vielleicht auch unter anderem erklärbar macht, daß die von BOZLER bei der

Drosophila angewendeten Versuchsbedingungen bei Bienen keinen Ausfall der Ocellen in Erscheinung treten lassen. Nach der Beschreibung von Bozler begibt sich etwa die Hälfte der Fasern der Ocellen ins Schlundkonnektiv jeder Seite, die andere Hälfte biegt seitlich ab, um in einen Ocellarglomerulus einzumünden, aus dem die Fasern in eine Kommissur eintreten, die sich, das dritte Opticusganglion durchdringend, im zweiten auflöst. Bei den Bienen und Ameisen besteht eine derartige Verbindung nicht. (*Camponotus* besitzt ganz ähnliche Innervierungs- und Kreuzungsverhältnisse wie die Biene, nur ist wegen der engen

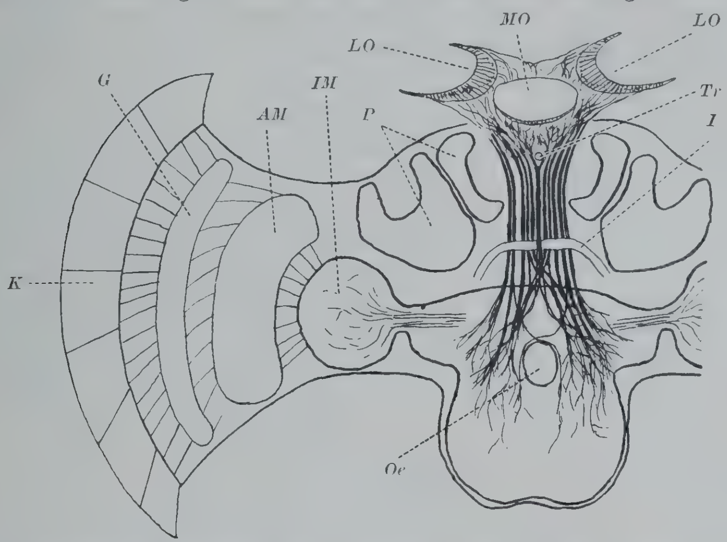


Abb. 9. Schematisiertes Übersichtsbild über die Lage der Ocellarnervenbündel im Gehirn. Die Partie mit dem Komplexauge ist im Verhältnis etwas verkleinert gezeichnet, von den sich nicht kreuzenden Faserbündeln etwa die Hälfte weggelassen. Die Bündel sind statt vielfach übereinander, nebeneinander gezeichnet, wie auch in Abb. 10. Die Linsen waren in den Präparaten mit der Cornea abgehoben, daher nicht eingezeichnet. *P* Corpora pedunculata, *G* Ganglienplatte, *AM* äußeres Marklager, *IM* inneres Marklager des Opticus der Komplexaugen, *K* Komplexauge mit angedeuteter Lage der Ommatidien, *LO* laterale Ocellen, *MO* Medianocellus, *I*, *Tr*, *Oe* Bezeichnung wie in Abb. 10.

Aneinanderlagerung der Fasern der Median- und Seitenocellen die Untersuchung sehr erschwert. Die folgenden Befunde gelten für die Biene.) Die einzelnen, von den Rhabdomen kommenden Fasern vereinigen sich zu starken Bündeln, welche in der in Abb. 9 angedeuteten Weise ihren Verlauf nehmen, sich zum größten Teil erst im Unterschlundganglion vollständig auflösen und nach Haller sogar in die Bauchstränge gelangen.

Auffallend ist der Unterschied in der Innervierung der beiden Augenarten. Ein komplizierter Apparat von drei Ganglien vermittelt das Bildsehen. Nicht ein einziges Ganglion aber ist in die Ocellarnerven eingeschaltet. Schon danach müßte die Funktion beider Augenarten

ganz verschieden geartet sein, was ja durchaus den experimentell ermittelten Tatsachen entspricht.

Es fiel mir auf, daß eine totale Kreuzung der Fasern des Medianocellus, wie sie v. ALTEN für *Bombus* als wahrscheinlich angibt, bei der nahverwandten Biene nicht besteht. Zur Rekonstruktion der Kreuzung der Faserbündel verwendete ich mehrere Schnittserien. Eine totale Kreuzung erleiden lediglich je zwei Bündel jeder Seite (Abb. 10, *1* und *2*). Eines (*3*) gabelt sich in zwei gleichstarke Äste, von denen einer sich zur gegenüberliegenden Seite begibt. Ein weiteres Bündel (*4*), stark lateralwärts gelegen, spaltet ebenfalls, aber nur einen geringen Teil zur anderen Seite ab. Dieser kreuzt sich mit dem von der anderen Seite kommenden knapp oberhalb des Ösophagus. Sämtliche Faserbündel verlaufen hinter der Intercerebralbrücke, mit Ausnahme derjenigen zwei, die sich aus je zwei dünnen Bündeln zusammensetzen, die, von der entsprechenden Seite des Medianocellus kommend, die Trachee umfassen und sich knapp unterhalb derselben vereinigen. Das vordere dieser beiden Faserbündel (*5*) teilt sich (an Frontalschnitten ungefähr in der Mitte zwischen der Intercerebralbrücke und dem Ösophagus) in zwei Teile, das rückwärtige der beiden (*6*), das der Intercerebralbrücke näher gelegen ist, schon etwas früher. Das den schwachen Strang abspaltende Bündel (*4*) gehört dem entsprechenden seitlichen Ocellus an, von den sich vollkommen kreuzenden mit Wahrscheinlichkeit noch das untere (*2*). Es war mir jedoch nicht möglich, festzustellen, welchem Ocellus die beiden übrigen, sich ganz oder zur Hälfte auf die andere Seite begebenden Bündel angehören. An Horizontalschnitten lassen sich in der Höhe der Intercerebralbrücke etwa 24 Faserbündel zählen. Wenn man davon auch nur den dritten Teil, darunter die restlichen sich noch kreuzenden Bündel als den Medianocellus innervierend betrachtet, so ergibt sich, daß eine totale Kreuzung der Fasern des Medianocellus nicht stattfindet.

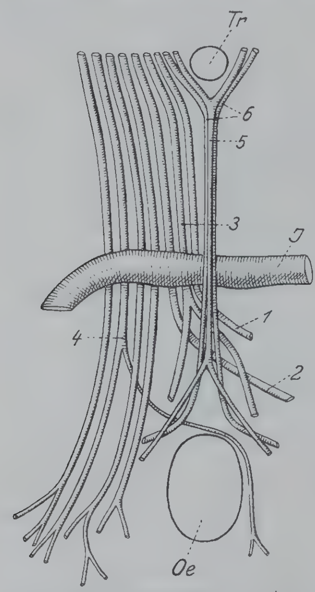


Abb. 10. Die gebündelten Ocellarnervenfasern einer Seite. Von den sich nicht kreuzenden Faserbündeln sind einige nicht eingezeichnet. *Tr* Trachee, *I* Intercerebralbrücke, *Oe* Ösophagus. Nähere Erklärung im Text.

v. HESS (1921) beobachtete am lebenden Libellenocell eine ausgedehnte Pigmentverschiebung, wogegen LAMMERT (1926) sie in den Ocellen der Libelle und im Raupenstemma weder bei Lebendbeobachtung noch an Hand histologischer Präparate nachweisen konnte. Ebenso

nicht HOMANN bei Lebendbeobachtung an Ameisen und *Eristalis tenax*. Um eine eventuelle Pigmentwanderung im Ocellus festzustellen, fixierte ich zunächst Köpfe der wegen ihrer Größe geeigneten *Vespa crabro*-Weibchen, wobei die Tiere vorher eine halbe Stunde einerseits in schwachem diffusem Tageslicht, anderseits in direktem Sonnenlicht gehalten wurden. Tatsächlich zeigte sich bei den ersten zwei so behandelten Objekten, daß das Pigment in den Ocellen des Dunkeltieres etwas mehr proximal gelagert war, wie in denen des Helltieres. Dies erwies sich jedoch bei öfterer Wiederholung der Untersuchung als ein Zufall. Das Pigment ist nämlich bei verschiedenen Individuen vielfach nicht völlig gleich verteilt. Wodurch dies bedingt ist, vermag ich nicht zu sagen. Vielleicht spielen Altersunterschiede eine Rolle oder auch stammten die Hornissen aus verschiedenen Nestern, da ich sie im Freien fing. Um solche individuelle Unterschiede zu umgehen, blendete ich einen der lateralen Ocellen. Ols Objekte verwendete ich jetzt auch Bienen und brachte sie eine halbe Stunde in direktes Sonnenlicht. Dann schnitt ich rasch die Köpfe ab, schnitt diese in der Mitte horizontal durch, damit die Fixierungsflüssigkeit rasch eindringen könne, und fixierte im Licht im Gemisch von CARNOY. Hierauf wurde der Rest des noch vorhandenen Gehirnes mit den ansitzenden Ocellen herauspräpariert und eingebettet. Frontalschnitte ergaben eine vollkommen gleichartige Verteilung des Pigmentes in beiden Lateralocellen, was die Befunde von HOMANN und LAMMERT bestätigt.

Zusammenfassung.

A. Ergebnisse über die Ocellenfunktion.

1. Die untersuchten Insekten zeigten nach Blendung der Komplexaugen keinerlei Lichtreaktionen. Nach Blendung eines, zweier oder aller Ocellen traten bei gleichzeitigem Freilassen der Komplexaugen wesentliche Änderungen im phototaktischen Verhalten auf.

2. Für die Ocellen ist der adäquate Reiz das Licht. Sie vermögen die Lichtrichtung genau wahrzunehmen.

3. Bei positiver Phototaxis fiel die Beantwortung des Lichtreizes, der die Ocellen traf, durch die Bienen proportional zur Stärke ihrer Phototaxis aus. Offenbar addiert sich die Erregung der Ocellen (als $\mp$ starkes Stimulans) zu jener der Komplexaugen, so daß bei stärkster Phototaxis die Reaktionsempfindlichkeit auf Grund der Ocellenerregung bis über fünfmal so groß werden kann als auf Grund der Erregung der Komplexaugen allein, — unabhängig von der jeweils herrschenden Lichtstärke. (Letzteres spricht gegen einen speziellen Gebrauch oder Nutzen der Ocellen im Dämmerlicht.)

4. Bei negativ phototaktischen Individuen (*Camponotus* normal, Stockbienen bei Temperaturen unterhalb 16° C) schlug nach Ausschal-

tung der Ocellen die negativ phototaktische Bewegung in eine positive um. Jedoch zeigte sich nach Belichtung der Tiere eine Gewöhnung an den Ausfall der Ocellen, so daß nach einiger Zeit, die von der Stärke der Belichtung abhing, wieder negative Phototaxis in Erscheinung trat.

Demnach sind die Ocellen wertvolle Hilfsorgane für die phototaktischen Bewegungen, in deren Rahmen zur Gänze ihre Funktionsweise liegt.

5. Eine Pigmentverschiebung bei verschiedenen Lichtstärken findet im Ocellus der Bienen und Hornissen nach histologischen Befunden nicht statt.

B. Weitere Ergebnisse.

1. Bienen unterscheiden noch deutlich Unterschiede in der Beleuchtungsstärke im Werte von 1 : 1,16. Damit ist der von v. Hess gefundene Wert von 1 : 1,24 übertroffen.

2. Es wird bei Bienen zwischen „Stockstimmung“ und „Ausfliegestimmung“ unterschieden. Befinden sie sich in ersterer, so werden sie unterhalb einer Temperatur von 16° C negativ phototaktisch. In „Ausfliegestimmung“ bleiben sie positiv bis zur Erstarrung (bei etwa 8°). Demnach besitzen die Bienen einen absoluten Temperatursinn für eine Temperatur um 16° C.

3. Bei den Ameisenweibchen kommt echter Schlaf vor, der im äußeren Gebaren ohne geeignete Versuchsanordnung nicht zu unterscheiden ist von der Ruhe, in der sie sich in Gefangenschaft für gewöhnlich verhalten. Der täglich wiederkehrende Zeitpunkt des Aufwachens wird trotz Ausschaltung der tagesperiodischen Schwankungen von Licht und Temperatur beibehalten.

Schluß.

Durch vorliegende Untersuchung glaube ich dem Problem der Ocellenfunktion bei den von mir untersuchten beiden Arten von Hymenopteren nähergekommen zu sein. Eine Übertragung meiner Theorie auf andere Insektenordnungen, in denen Ocellen neben Komplexaugen vorkommen, halte ich ohne spezielle Untersuchungen für nicht statthaft. Der vielfach verschiedene anatomische Aufbau der Ocellen, ihre verschiedene Innervierung, ihr Bestehenbleiben bei völliger Rudimentation der Komplexaugen (in einigen wenigen Fällen), ihr Vorhandensein bei Insekten mit ganz verschiedener Lebensweise sprechen dafür, daß auch ihrer biologischen Bedeutung keine engen Grenzen gezogen sein dürften. Weitere Untersuchungen werden notwendig sein, um das heutige Bild zu vervollständigen. Dabei mögen vorteilhaft ursprüngliche Formen, wie Eintags- oder Uferfliegen, herangezogen werden.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, Herrn Professor Dr. Ludwig Böhmig meinen Dank auszusprechen für sein persönliches Interesse, das er meinen Untersuchungen entgegenbrachte. Ebenso bin ich Herrn

Privatdozenten Dr. JOSEF MEIXNER, der mir die Anregung zu dieser Arbeit gab, mich bei der Ausführung vieler Versuche, denen er auch sonst öfters beiwohnte, sowie bei der Beschaffung von Literatur unterstützte, zu Dank verpflichtet.

Literaturverzeichnis [1].

v. Alten, H.: Zur Phylogenie des Hymenopterengehirnes. Jena. Z. Naturwiss **46** (1910). — **Armbruster, L.:** Bienen und Wespengehirne. Arch. Bienenkde **1** (1919). — **Baldus, K.:** Experimentelle Untersuchungen über die Entfernungslokalisation der Libellen. Z. vergl. Physiol. **3** (1926). — Untersuchungen zur Analyse der Zwangsbewegungen der Insekten. Heidelberg 1927. — **Baumgärtner, H.:** Der Formensinn und die Sehschärfe der Bienen. Z. vergl. Physiol. **7** (1928). — **Beling, J.:** Über das Zeitgedächtnis der Bienen. Ebenda **9** (1929). — **Blochmann, F.:** Über die Gründung neuer Nester bei *Camponotus ligniperdus* LATR. und anderer einheimischer Ameisen. Z. Zool. **41** (1885). — **Bozler, E.:** Experitelle Untersuchungen über die Funktion der Stirnaugen der Insekten. Z. vergl. Physiol. **3** (1926). — **Brun, R.:** Die Raumorientierung der Ameisen. Jena 1914. — Physiologische Forschungen an Ameisen. Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. VI: Methoden der experimentellen Psychologie, Teil D, H. 2 (1922). — **v. Buddenbrock, W.:** Grundriß der vergleichenden Physiologie. I. Berlin 1924. — **Bühler, K.:** Zeitsinn und Raumsinn. Handwörterbuch der Naturwissenschaft **10** (1915). — **Cäsar, C. J.:** Die Stirnaugen der Ameisen. Zool. Jb-Abt. Anat. u. Ont. **35** (1913). — ***Cayal, R. y** u. **Sánchez, D.:** Contributión al conocimiento de los centros nerviosos de los insectos. Trab. Labor. Invest. biol. Univ. Madrid **13** (1915). — **Demoll, R.:** Über die Beziehung zwischen der Ausdehnung des binokularen Sehraumes und dem Nahrungserwerb bei einigen Insekten. Zool. Jb., Abt. Syst. **28** (1910). — Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. Berlin 1917. — **Demoll, R.** u. **Scheuring, L.:** Die Bedeutung der Ocellen der Insekten. Zool. Jb., Abt. Zool. u. Physiol. **31** (1912). — **Eidmann, H.:** Die Koloniegründung der einheimischen Ameisen. Z. vergl. Physiol. **3** (1926). — **Engelmann, T.:** *Bacterium photometricum.* Pflügers Arch. **30** (1883). — **Exner, S.:** Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig 1891. — **Franz, V.:** Die phototaktischen Erscheinungen im Tierreich und ihre Rolle im Freileben der Insekten. Zool. Jb., Abt. Zool. u. Physiol. **33** (1913). — **v. Frisch, K.:** Der Farbensinn und Formensinn der Biene. Ebenda **35** (1914). — Methoden sinnesphysiologischer und psychologischer Untersuchungen an Bienen. Handwörterbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. VI: Methoden der experimentellen Psychologie, Teil D, H. 2 (1922). — **Garrey, W. E.:** Light and The muscle tonus of insects. The heliotropic mechanism. I. Gen. Physiol. **1** (1919). — **Götze, G.:** Untersuchungen an Hymenopteren über das Vorkommen und die Bedeutung der Stirnaugen. Zool. Jb., Abt. Zool. u. Physiol. **44** (1927). — **Haller, B.:** Über den allgemeinen Bauplan des Tracheatensyncerebrums. Arch. mikrosk. Anat. u. Entwick.mechan. **65** (1905). — **Handlirsch, A.:** Insecta. Allgemeine Einleitung. In: Kückenthals Handbuch der Zoologie. Berlin u. Leipzig (1927). — **Herter, K.:** Untersuchungen über den Temperatursinn einiger Insekten. Z. vergl. Physiol. **1** (1924). — **Hertz, M.:** Die Organisation des optischen Feldes bei der Biene. I. Ebenda 8 (1929). — **v. Hess, C.:** Messende Untersuchungen des Lichtsinnes der Biene. Pflügers Arch. **163** (1916). — Untersuchungen zur Physiologie der Stirnaugen der Insekten. Ebenda **181** (1920). — Mikroskopische Beob-

[1] Die mit einem * bezeichneten Arbeiten waren mir nicht zugänglich.

achtung der phototropen Pigmentwanderung im lebenden Libellenocell. Z. Biol. 73 (1921). — **Hesse, R.:** Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropoden-Augen. Z. Zool. **70** (1901). — Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. Weitere Tatsachen. Allgemeines. Ebenda **72** (1902). — Das Sehen der niederen Tiere. Jena 1908. — **Homann, H.:** Zum Problem der Ocellenfunktion bei den Insekten. Z. vergl. Physiol. **1** (1924). — Der Vertikalilluminator als Augenspiegel bei kleinen Insekten. Biol. Zbl. **44** (1924 a). — Beiträge zur Physiologie der Spinnenaugen. I. Z. vergl. Physiol. **7** (1929). — **Janet, C.:** Anatomie de la tête du *Lasius niger*. Limoges 1905. — **Jonescu:** Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbienen. Jena. Z. Naturwiss. **38** (1919). — **Kenyon, F. C.:** The Brain of the Bee. J. comp. Neur. **6** (1896). — **Knoll, F.:** Insekten und Blumen. H. 2. III. Lichtsinn und Blumenbesuch des Falters *Macroglossum stellatarum*. Abh. zool.-bot. Ges. Wien. **12** (1922). — **Kühn, A.:** Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena 1919. — Über den Farbensinn der Bienen. Z. vergl. Physiol. **5** (1927). — **Lammert, A.:** Über Pigmentwanderung im Punktauge der Insekten, sowie Licht- und Schwerkraftreaktionen von Schmetterlingsraupen. Ebenda **3** (1926). — **Link, E.:** Über die Stirnaugen der Orthopteren. Verh. dtsch. zool. Ges. (1908). — Über die Stirnaugen der Neuropteren und Lepidopteren. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ont. **27** (1909). — Über die Stirnaugen der hemimetabolen Insekten. Ebenda **27** (1909). — **Loeb, J.:** Die Tropsimen. Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie **4** (1913). — **Minnich, D. E.:** The photic reactions of the honey-bee, *Apis mellifera* L. J. of exper. Zool. **29** (1919). — **Müller, A.:** Über Lichtreaktionen von Landasseln. Z. vergl. Physiol. **3** (1925). — **Pietschker, H.:** Das Gehirn der Ameise. Jena. Z. Naturwiss. **47** (1911). — ***Prilutzki, J.:** Künstlicher Flug und Fütterung im Winter. Westnik rossishago i inostrannago Pteschelowodstwa Eschemes jatsschnoi jurnal pteschelowodnosi techniki. (Zeitschr. russ. und ausländ. Bienenkund., Monatl. Journal für die Technik der Bienenzucht.) Sept./Okt. H. 7/8, 7—10 (russ.) (1926). — * Über Kotablage der Bienen im Stock. Ebenda S. 6, 6. Juni (russ.) (1926). — **Redikorzew, W.:** Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten. Z. Zool. **68** (1900). — **Rösch, G.:** Über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. Z. vergl. Physiol. **2** (1925). — **Szymanski, J. S.:** Eine Methode zur Untersuchung der Ruhe- und Aktivitätsperioden bei Tieren. Pflügers Arch. **158** (1914). — Die Haupt-Tiertypen in bezug auf die Verteilung der Ruhe und Aktivitätsperiode im 24stündigen Cyklus. Biol. Zbl. **36** (1916). — Aktivität und Ruhe bei Tieren und Menschen. Z. angew. Psychol. **20** (1922). — **Seiler, W.:** Beiträge zur Kenntnis der Ocellen der Ephemeriden. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ont. **22** (1906). — **Stellwaag, F.:** Wie steuern die Insekten während des Fluges? Biol. Zbl. **36** (1916). — **v. Uexküll, J. u. Brock, F.:** Atlas zur Bestimmung der Orte in den Sehräumen der Tiere. Z. vergl. Physiol. **5** (1927). — **Viallanes, H.:** Le cerveau de la Guêpe. Ann. des Sci. natur., Zool. **7**, II (1887). — **Wolf, E.:** Über das Heimkehrvermögen der Bienen. I. Z. vergl. Physiol. **3** (1926). — Zweite Mitteilung. Ebenda **6** (1927). — **Wolsky, A.:** Optische Untersuchungen über die Bedeutung und Funktion der Insektenocellen. Ebenda **12** (1930). — **Zavřel, J.:** Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnaugen von *Vespa*. Jber. königl. böhm. Ges. Wiss. f. d. Jahr 1902. Prag 1903.

Aufnahmebedingungen:

1. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Sie darf noch nicht — ganz oder teilweise — in einer der vier Weltsprachen veröffentlicht sein. Bloße Bestätigung bereits anerkannter Befunde können höchstens in kürzester Form Aufnahme finden. Vorläufige Mitteilungen sind unerwünscht. Polemiken sind auf Richtigstellung des Tatbestandes zu beschränken. Aufsätze rein spekulativen Inhalts werden nur ausnahmsweise dann aufgenommen, wenn sie geeignet sind, die Experimentalforschung anzuregen.
2. Die **Darstellung** muß kurz und in fehlerfreiem Deutsch gehalten sein. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Es genügt in der Regel, wenn durch wenige Sätze die behandelte Fragestellung klargelegt und durch einige Literaturnachweise der Anschluß an frühere Untersuchungen hergestellt wird.

   Der Weg, auf dem die Resultate gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methode nur dann Wert, wenn die Methodik wesentlich Neues enthält.
3. Mit der Beigabe von **Abbildungen** ist so sparsam wie möglich zu verfahren. Nach Möglichkeit sollten sich die Vorlagen, die in reproduktionsfähigem Zustand einzuliefern sind, für Strichätzung eignen. Die Vorlagen sind auf besonderen Blättern einzuliefern. Die Unterschriften zu den Abbildungen sind nicht auf den Vorlagen anzubringen, sondern dem Text auf besonderen Blättern beizufügen.
4. Jeder Arbeit ist am Schluß eine kurze **Zusammenfassung** der wesentlichsten Ergebnisse anzufügen. Sie soll den Raum einer Druckseite im allgemeinen nicht überschreiten.
5. Bei der Einsendung des Manuskriptes ist vom Autor anzugeben, ob der Inhalt der Arbeit schon an anderer Stelle mitgeteilt oder ob das Manuskript bereits einer anderen Zeitschrift zum Abdruck angeboten wurde. Fehlt die Erklärung, so geht dem Autor ein Fragebogen zu.
6. **Literaturangaben** sind bei Zeitschriftenaufsätzen mit Titel, Angabe von Band, Seite und Jahreszahl, bei Büchern mit Titel Verlagsort und Jahreszahl anzugeben.
7. **Methodisches, Nebensächliches und Protokolle** sind vom Autor für Kleindruck anzumerken.
8. **Doppeltitel** von Arbeiten, insbesondere solche, bei denen im Obertitel ein anderer Autorname genannt ist als im Untertitel, sind aus bibliographischen Gründen tunlichst zu vermeiden.
9. Das Institut, aus dem die Arbeit hervorgegangen ist, ist über dem Titel anzugeben.

Printed in Germany.

Zur Entwicklungsgeschichte, vergleichenden Anatomie und Physiologie der weiblichen Geschlechtsausführwege der Insekten

Von

Rudolf F. Heberdey

Mit 85 Textabbildungen

Sonderabdruck aus

Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere

(Abt. A der Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie)

22. Band, 2./3. Heft

Abgeschlossen am 15. Juli 1931



Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin
1931



Die

Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere

steht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der im Titel genannten Arbeitsrichtungen offen.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften; mit 40 bis 50 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Das Honorar beträgt M. 40.— für den 16 seitigen Druckbogen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihren Arbeiten, welche nicht mehr als 24 Druckseiten Umfang haben, 100 Sonderabdrücke, von größeren Arbeiten 60 Sonderabdrücke unentgeltlich. Doch bittet die Verlagsbuchhandlung, nur die zur tatsächlichen Verwendung benötigten Exemplare zu bestellen. Über die Freiexemplarzahl hinaus bestellte Exemplare werden berechnet. Die Mitarbeiter werden jedoch in ihrem eigenen Interesse ersucht, die Kosten vorher vom Verlage zu erfragen.

Es ist dringend erwünscht, daß **alle Manuskripte** in deutlich lesbarer Schrift, am besten Schreibmaschinenschrift (mit mindestens 3 cm breitem freien Rand) eingeliefert werden. Die Manuskripte müssen wirklich **druckfertig** eingeliefert werden; bei der Korrektur sollen im allgemeinen nur Druckfehler verbessert und höchstens einzelne Worte verändert werden.

Die Herren Autoren werden ferner gebeten, den Text ihrer Arbeiten so kurz zu fassen wie es irgend möglich ist, sich in den Abbildungen auf das wirklich Notwendige zu beschränken und, wenn irgend möglich, Federzeichnungen (für Strichätzung) zu verwenden.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. P. Buchner, Breslau 9, Zoolog. Institut der Univ., Sternstr. 21

oder an

Professor Dr. P. Schulze, Rostock, Zoologisches Institut.

Die Herausgeber

Buchner Schulze

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin W 9, Linkstr. 23/24

Fernsprecher: Sammel-Nrn. Kurfürst 6050 u. 6326. Drahtanschrift: Springerbuch-Berlin

Reichsbank-Giro-Konto und Deutsche Bank, Berlin, Dep.-Kasse C.

---

22. Band **Inhaltsverzeichnis.** 2./3. Heft



(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Graz.)

ZUR ENTWICKLUNGSGESCHICHTE, VERGLEICHENDEN ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE DER WEIBLICHEN GESCHLECHTSAUSFÜHRWEGE DER INSEKTEN.

Von

Dr. phil. RUDOLF F. HEBERDEY
(Graz).

Mit 85 Textabbildungen.

(*Eingegangen am 9. März 1931.*)

Inhaltsübersicht.

I. Einleitung.

Die erste Anregung zu dieser Arbeit gaben eine Reihe von Schnittserien durch das Abdomen weiblicher Larven von *Hydroporus ferrugineus* Steph., die ich gelegentlich meiner Arbeit über die Entwicklungsgeschichte des männlichen Geschlechtsapparates (Heberdey 1928) anfertigte. Es wurde dadurch der Wunsch rege, auch die Ontogenie des weiblichen Geschlechtsapparates eingehender zu studieren und mit den Verhältnissen beim Männchen zu vergleichen. Das Studium der einschlägigen Literatur zeigte bald, daß über die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates weit weniger bekannt war als über die des männlichen und daß vor allem die Resultate der Untersuchungen in keiner Weise übereinzustimmen schienen.

Mit der Klärung dieser Frage beschäftigt, ergab sich dann, daß diese nur zu einem befriedigenden Endergebnis gebracht werden könne, wenn die noch sehr im argen liegende Morphologie des weiblichen Geschlechtsapparates der Imagines eine gründliche, von einheitlichen Gesichtspunkten geleitete Durcharbeitung auf breitester Basis erfuhr, denn die beiden Versuche von Berlese (1909) und Newell (1918) hatten nicht nur keinerlei Klarheit geschaffen, sondern dadurch, daß die Autoren den Stoff nicht genügend übersahen, die Verwirrung noch bedeutend vergrößert. So sah ich mich gezwungen, fast durchwegs auf die Originalarbeiten zurückzugreifen und mir durch Vergleich derselben, häufig bedeutend erschwert durch die ganz verschiedene Terminologie der einzelnen Autoren ein Bild vom Bau des Geschlechtsapparates in den verschiedenen Ordnungen zu schaffen. Als Resultat der zusammenfassenden Darstellung des weiblichen Geschlechtsapparates ergaben sich eine Reihe von Beiträgen zum System und zur Phylogenie der Insekten.

Die großen Schwierigkeiten, die sich aus der ganz verschiedenen Bezeichnung gleicher Teile durch die einzelnen Autoren ergaben, suche ich durch eine einheitliche auf Entwicklungsgeschichte und vergleichender Morphologie basierende Terminologie wenigstens für die Zukunft möglichst zu bannen.

Das eingehende Studium des weiblichen Geschlechtsapparates der Insekten in seinem übereinstimmenden Bau und den immer wieder in entsprechender Weise wiederkehrenden Besonderheiten sowie der auffallende Mangel an physiologischen Arbeiten über dieses Thema erregten den Wunsch, mir ein Bild zu schaffen über den Ablauf der Vorgänge im Geschlechtsapparat und führte zu den Bemerkungen über die Physiologie der Geschlechtsausführwege der Insekten, die ich am Schlusse beigefügt habe.

Auch an dieser Stelle möchte ich Herrn Hofrat Prof. Dr. L. Böhmig und Herrn Prof. Dr. O. Storch auf das wärmste danken für die Anteilnahme, die meine Arbeit durch sie gefunden hat, sowie für die Über-

lassung eines Arbeitsplatzes am Institut. Ebenso danke ich auch meinem lieben Freunde, Privatdozent Dr. J. Meixner, mit dem in reger Aussprache so manche Frage ihre endgültige Lösung fand.

II. Material und Technik.

Als Objekt für die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen diente mir wiederum *Hydroporus ferrugineus* Steph., ein kleiner Schwimmkäfer aus der Familie der *Dytiscidae*. Ich beschaffte mir das Material größtenteils vom selben Fundplatze wie für meine erste Arbeit, doch als die Art dort selten zu werden anfing, sammelte ich sie überaus häufig auch in anderen entsprechend gelegenen Tümpeln in der Umgebung von Graz. Charakteristisch für diese offenbar an ein bestimmtes, engumschriebenes Milieu angepaßte und daher für selten gehaltene Art ist, daß ich während meines einjährigen Aufenthaltes am Zoologischen Institut in Göttingen dort die Art ebenfalls unter den gleichen Bedingungen wie bei Graz — kleine im Laubwald gelegene Tümpel mit schotterigem Untergrund und dichten, den Tümpel fast ganz ausfüllenden Laublagen (hauptsächlich Buchenlaub) — in großer Zahl sammeln konnte.

Zur Fixierung benutzte ich durchwegs Carnoysches Gemisch in der Zusammensetzung:

6 Teile absoluter Alkohol,
3 Teile Chloroform,
1 Teil Eisessig

mit bestem Erfolge. Zur Erweichung des Chitins der Imagines verwendete ich Diaphanol nach P. Schulzes Angabe, doch muß das Diaphanol ganz frisch sein, sonst benötigt die Erweichung des Chitins zu lange Zeit, wodurch die Färbbarkeit der Gewebe leidet. Nach Einbettung in Paraffin wurden die Tiere in etwa 5 μ dicke Schnitte zerlegt. Gefärbt wurde mit Ehrlichs Hämatoxylin und 1%igem, wässerigem Eosin.

Zum Studium des Abdomens mußte eine Reihe von Exemplaren mit vorgepreßtem Abdomenende fixiert werden. Dabei wurde so vorgegangen, daß an den lebenden Tieren durch leichten Druck mit einer Pinzette die eingesenkten Segmente des Abdomenendes zum Vortreten gebracht wurden. Sobald der richtige Grad der Vorstülpung erzielt war, wurden die Tiere ohne Nachlassen des Druckes in siedendes Wasser getaucht, wodurch eine momentane Vorfixierung stattfand und daher ein Rückstülpen des Abdomenendes nicht mehr möglich war. Nach kurzer Zeit (1—2 Min.) wurden die Tiere dann zur endgültigen Fixierung in Carnoy gebracht.

Die Mikrophotographien wurden mit einer Vertikalkamera der Firma C. Reichert-Wien und einer Punktlichtlampe unter Vorschaltung eines Grünfilters bei ziemlich kleiner Blendenöffnung ausgeführt.

Für die Reproduktion wurden die Aufnahmen auf $^3/_4$ verkleinert.

Bei den schematischen Zeichnungen zur Veranschaulichung der weiblichen Geschlechtsausführwege in den verschiedenen Insektenordnungen wurde nur auf den inneren Geschlechtsapparat Gewicht gelegt. Die Ausbildung des Abdomens wurde nicht berücksichtigt, sondern vielmehr angenommen, sämtliche Segmente wären typisch entwickelt. Nur bei den Blattaeformia, wo der Genitalraum für das Verständnis des Geschlechtsapparates von großer Bedeutung ist, wurde dieser in die Schemata aufgenommen.

III. Die postembryonale Entwicklung der weiblichen Geschlechtsausführwege bei Hydroporus ferrugineus Steph.

Aus einer Reihe von Gründen ist gerade das Studium dieser Art von besonderem Interesse. Erstens wurde bereits die Entwicklung des männlichen Geschlechtsapparates von mir (Heberdey 1928) genau untersucht und es ist daher möglich, Vergleiche zwischen der Entwicklung des Geschlechtsapparates in den beiden Geschlechtern zu ziehen. Dann bietet gerade die Gattung *Hydroporus* sehr interessante Verhältnisse dadurch, daß wir hier zwei getrennte Geschlechtsöffnungen feststellen können, ein Verhalten, das für die Käfer einzig dasteht, sich nur bei den *Panorpoidea* wiederfindet und dort mit Ausnahme der *Diptera*, *Suctoria* und niedersten *Lepidoptera* zur Regel geworden ist. Ferner ist gerade *Hydroporus ferrugineus* Steph. ziemlich leicht auch als Larve in größerer Anzahl zu finden, wenn man die von den anderen Arten der Gattung etwas abweichende Lebensweise dieser Art kennt. Außerdem ist die Larve ziemlich leicht zu züchten und wie die meisten im Wasser lebenden Larven relativ wenig kräftig chitinisiert und daher ohne Schwierigkeiten mit dem Mikrotom in Schnitte zu zerlegen. Diesen Vorteilen steht als Nachteil gegenüber, daß *Hydroporus*, wenn auch zu den als niedrigstehend betrachteten *Adephaga* gehörig, doch unter diesen ziemlich hoch differenziert ist, so daß im weiblichen Geschlecht nur mehr acht Abdominalsegmente mit Sicherheit nachweisbar sind, wir also hinsichtlich der Lage der Geschlechtsöffnung auf Analogieschlüsse mit anderen Käfern angewiesen sind.

Die nun folgende Beschreibung der Entwicklung der weiblichen Geschlechtsausführgänge stützt sich durchwegs auf die Rekonstruktion von Schnittserien, die in der Transversal- und Sagittalebene durch die Objekte gelegt wurden.

A. Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsausführwege in der Larve.

Bei ganz jungen, eben aus dem Ei gekrochenen Larven ist es kaum möglich, die Geschlechter zu unterscheiden. Die Differenzierung der Gonaden in Hoden und Ovarien tritt erst viel später sichtbar in Erscheinung

und auch die ektodermale Anlage der Ausführgänge der Geschlechtsdrüsen ist zu diesem Zeitpunkte in den beiden Geschlechtern äußerst ähnlich.

Die jüngste Larve, die mir vorliegt und die ich noch nicht mit Sicherheit einem der beiden Geschlechter zuzurechnen vermag, zeigt folgende Entwicklung der ektodermalen Anlage der Geschlechtsausführgänge: Durch das dünnere Chitin hinter dem 8. (letzten) Sternit der jungen Larve münden zwei feine Kanäle getrennt aber dicht nebeneinander aus. Sehr schräg und ganz allmählich treten sie durch die darüberliegende Hypodermis und verlaufen dann noch über ihr ein Stück nach vorn, um hier blind zu enden. Das niedrige Epithel dieser Gänge, die ich Primärkanälchen nennen will, ist in den hinteren, der Mündung näher liegenden Partien median miteinander verwachsen, weiter vorn treten die beiden Ka-

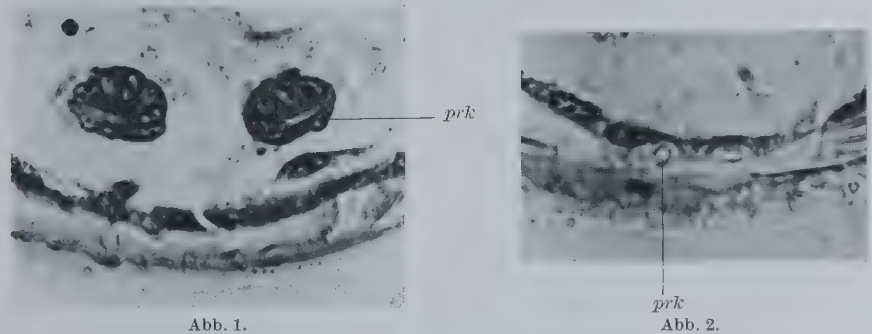


Abb. 1. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *prk* Primärkanälchen. Vergr. 675×. — Abb. 2. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *prk* Primärkanälchen. Vergr. 675×.

näle etwas auseinander und die Epithelien sind vollständig getrennt. In dem vorderen Teile der Primärkanälchen läßt sich keine Chitinintima nachweisen, das Lumen ist äußerst eng und kaum zu beobachten (Abb. 1). Hinten, etwa von der Stelle an, wo die beiden Kanälchen in die Hypodermis eindringen, läßt sich jedoch eine wohlentwickelte Chitinintima nachweisen (Abb. 2), die ein, wenn auch enges, so doch deutlich erkennbares Lumen umschließt. Während aber die beiden Chitinröhrchen vorn vollkommen voneinander geschieden sind, sind sie näher der Mündung durch eine feine Chitinlamelle verbunden (Abb. 3), in der sich jedoch kein Lumen findet. Diese Beobachtung bringt mich zu der Vermutung, daß die Genitaltasche nicht lediglich durch eine Einstülpung in dem Mündungsbereiche der beiden Primärkanälchen entstehe, wie ich es in meiner ersten Arbeit annahm (HEBERDEY 1928), sondern zum Teil wenigstens durch eine Verschmelzung der caudalen Teile der beiden Kanälchen, deren distale Abschnitte dann nur als mehr minder lange Zipfel am vorderen Ende der Genitaltasche erhalten bleiben, die sich bei den Männchen

abschnüren und zu den Anhangsdrüsen werden, während sie bei den Weibchen in die vorn leicht zweizipfelige Genitaltasche eingeschmolzen werden.

Das nächste Stadium zeigt bereits eine kleine flache Genitaltasche, die dadurch entstanden ist, daß die hinteren Abschnitte der beiden Primärkanälchen nach vorn bis zu der Stelle, wo ihre beiden Epithelien sich ganz voneinander lösten, zu einem einheitlichen Rohr, das ich Genitaltasche nenne, verschmolzen sind (Abb. 4). Der vordere distale Teil der Genitaltasche zeigt keinerlei Intima, ein Lumen ist kaum zu beobachten, im proximalen Teile aber ist eine dem des vorhergehenden Stadium ganz entsprechende Chitinintima zu beobachten, die die Genitaltasche auskleidet. Das Lumen ist etwas gekrümmt und in den seitlichen Teilen wesentlich weiter als in der Mitte, vielleicht eine Reminiszenz an die Entstehung aus zwei getrennten Kanälchen, deren trennende Partien aufgelöst wurden (Abb. 4). An der Mündung der Anlage hat sich

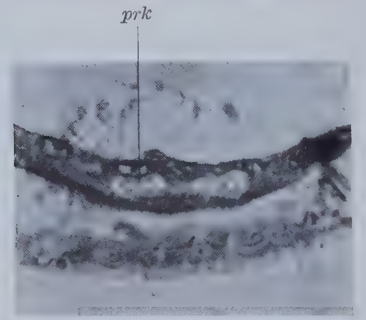


Abb. 3. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen Larve von *Hydroporus ferrugineus* Steph. *prk* Primärkanälchen. Vergr. 675×.

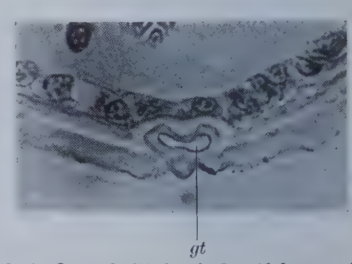


Abb. 4. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen Larve von *Hydroporus ferrugineus* Steph. *gt* Genitaltasche. Vergr. 675×.

nichts geändert. Auch in diesem Stadium vermag ich die einzelnen Larven noch nicht nach dem Geschlecht zu bestimmen. Von nun an aber geht die Entwicklung in beiden Geschlechtern etwas verschiedene Wege. Während beim Männchen die Lage und Form der Mündung der Genitaltasche die gleiche bleibt und einen engen Porus darstellt, treten beim Weibchen Veränderungen im Bereiche der Mündung der Genitaltasche auf.

Das 8. Sternit beginnt sich im Laufe der Entwicklung von hinten nach vorn fortschreitend in zwei Hälften zu spalten, wobei die sich allmählich mehr vertiefende Genitaltasche durch diesen Spalt in immer weiterem Maße mit der Außenwelt in direkte Verbindung gerät. Die Hypodermis hat sich inzwischen auf der Ventralseite des 8. Sternites mächtig erhöht, während das Epithel der Genitaltasche niedrig bleibt. Im Querschnitt (Abb. 5) macht die Genitaltasche jetzt in dem hinteren Bereich den Eindruck einer innen erweiterten Einfaltung der Hypodermis. Während die Längsspaltung der Hypodermis immer weiter fortschreitet, vorn bereits

angedeutet durch eine Längsfurche in der hier sehr hohen Hypodermis der Ventralseite, verdickt sich das niedrige Epithel des vorderen Teiles der Genitaltasche dorsal zu zwei breiten Längswülsten mit hohem Epithel,

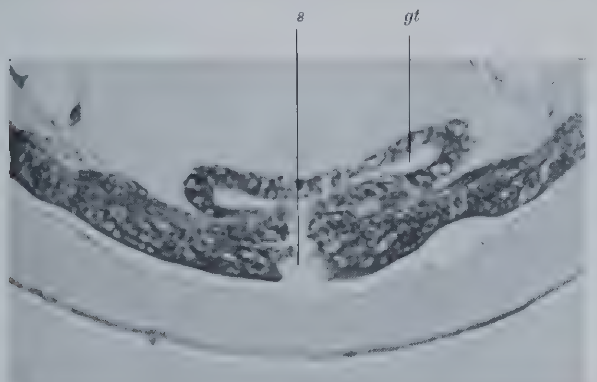


Abb. 5. Querschnitt durch das Abdomen einer älteren, weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *gt* Genitaltasche, *s* Längsspalt des 8. Sternites. Vergr. 540×.

die in der Mitte fast aneinanderstoßen, die ganze Genitaltasche ausfüllen und nach vorn auch in die kurzen Zipfel der Genitaltasche hineinreichen (Abb. 6). Später lösen sich diese Wülste hinten von der Wand der Geni-

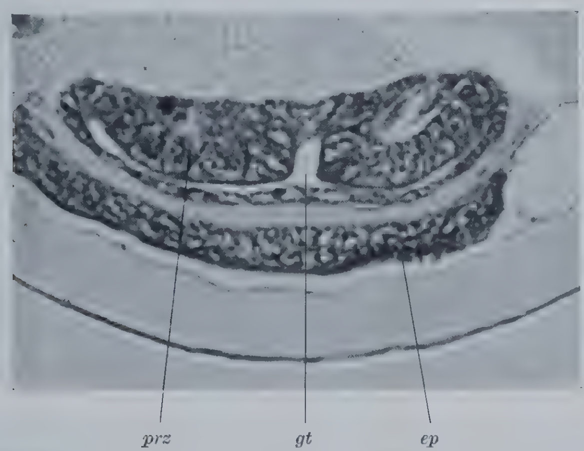


Abb. 6. Querschnitt durch das Abdomen einer älteren, weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *ep* Erhöhtes Epithel des 8. Sternites, *gt* Genitaltasche, *prz* Primitivzapfen, Vergr. 540×.

taltasche etwas ab und bleiben nur vorn mit ihr in Verbindung. Man kann an ihnen ein hohes Zylinderepithel sowie einen aus lockerem Gewebe bestehenden zentralen Kern unterscheiden. Nach hinten reichen diese Zapfen jetzt etwa so weit als der ventrale Spalt im 8. Sternit nach vorn vorgedrungen ist. Da es mir gelungen ist, die vollkommen

gleiche Anlage dieses Teiles der ektodermalen Geschlechtsausführgänge für beide Geschlechter nachzuweisen und sich die Anhangsdrüsen des Männchens nur als besondere Differenzierungen der vordersten Teile der Primärkanälchen erwiesen haben, ist wohl kein Zweifel mehr möglich, daß dieses Zapfenpaar beim Weibchen und die Primitivzapfen des Männchens einander homolog sind, und ich werde sie daher im weiteren auch im weiblichen Geschlecht mit diesem Namen bezeichnen. Vorn ist die Genitaltasche in zwei Zipfel ausgezogen, die noch die Lage der Primärkanälchen andeuten. Nahe dem Hinterrande des 8. Sternites, wo die Genitaltasche im Querschnitt nur mehr als Rinne in der Hypodermis zu erkennen ist, findet sich in dieser Rinne noch das Chitinröhrchen, genau so, wie es sich im hinteren Teile der Genitaltasche bei den jüngsten Stadien fand (Abb. 7). Sonst ist nirgends an der ganzen Anlage eine Chitinauskleidung nachzuweisen.

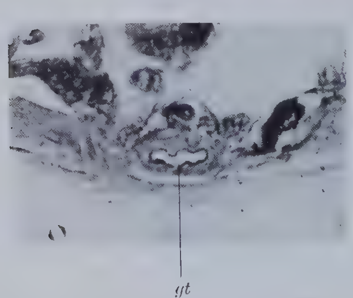


Abb. 7. Querschnitt durch das Abdomen einer erwachsenen, weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *gt* Chitinauskleidung des hintersten, hier nicht mehr erkennbaren Teiles der Genitaltasche. Vergr. 675×.

Inzwischen hat sich auch am 7. Sternit die Differenzierung zweier Bläschen (Primärkanälchen) vollzogen. Etwas vor dem Hinterrand des 7. Sternites haben sich ventral, aber ziemlich weit voneinander entfernt,



Abb. 8. Querschnitt durch das Abdomen einer erwachsenen, weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *bl* Bläschen der Anlage des 7. Segmentes. Vergr. 540×.

zwei kleine, der Hypodermis eng anliegende, flache Bläschen mit etwas höherem Epithel eingestülpt, die offenbar sehr bald die Verbindung mit der Außenwelt verlieren. Ein Lumen ist in ihnen kaum zu erkennen (Abb. 8). Allmählich wachsen sie etwas in die Länge und nähern sich dabei hinten ziemlich stark.

Die Genitaltasche verbreitert sich nun im Bereich ihrer Mündung

bedeutend, so daß die beiden Hälften des 8. Sternites nur mehr seitlich in schmalem Bereiche mit ihrem Segment in Verbindung stehen und bereits ganz ähnlich wie bei der Puppe in der Form zweier Schuppen die Mündung der Genitaltasche decken (Abb. 9). Dadurch nun, daß diese beiden Hälften des 8. Sternites nicht mehr bis zum Hinterrande des 8. Segmentes reichen, ist die Mündung der Genitaltasche scheinbar auf die Fläche des 8. Sternites verschoben. Hinter der Mündung der Genitaltasche findet sich in einer kleinen Rinne des Epithels, aber jetzt, da das 8. Sternit nicht so weit nach hinten reicht, an der Oberfläche liegend und in keinerlei Beziehung mehr mit der neuen Mündung der Genitaltasche, das Chitinröhrchen, das die ursprüngliche Mündungspartie der Genitaltasche auskleidete.



Abb. 9. Querschnitt durch das Abdomen einer erwachsenen, weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *gt* Genitaltasche, *prz* Primitivzapfen, *s* Längsspalt des 8. Sternites. Vergr. 540×.

Es ist für die weitere Entwicklung von Bedeutung sich klar zu machen, ob durch diese sekundäre Verlagerung der Mündung der Genitaltasche der wahre Mündungsort sich geändert hat. Ich glaube, daß folgende Deutung, die auch durch die weitere Entwicklung gestützt wird, die richtige ist. Die Mündung der Genitaltasche erfolgt hinter den beiden Hälften des 8. Sternites, sie gehört also, da weitere Sternite einstweilen nicht nachzuweisen sind, der Intersegmentalfalte hinter dem 8. Sternit an, oder aber sie liegt, wie sich später zeigen wird, noch weiter hinten. Daß hinter der Mündung der Genitaltasche noch Teile des 8. Segmentes (nicht des 8. Sternites!) liegen, braucht nicht zu stören. Es sind das eigentlich Teile der dorsalen Wand der caudalsten Partie der Genitaltasche, die nur deshalb nicht so bezeichnet wird, weil die ventrale und laterale Begrenzung dieses Teiles der Genitaltasche fehlt, da die Hälften des 8. Sternites nicht bis an den Hinterrand des 8. Segmentes reichen.

Einen Längsschnitt durch die Anlage in diesem Entwicklungsstadium zeigt Abb. 10.

In der erwachsenen Larve sowie während der Zeit, in der sich die Larve die Puppenwiege baut und in ihr bis zur Verpuppung ruht, kommt es zur Anlage sämtlicher Abschnitte des ausleitenden Teiles des Geschlechtsapparates. An der Mündung der Genitaltasche ändert sich zunächst nur wenig. Die Enden der beiden Hälften des 8. Sternites haben sich auch seitlich vom übrigen Segment losgelöst und liegen als zwei selbständige Schuppen dem Segment ventral auf. Weiter vorn verschmelzen sie jedoch seitlich mit dem Segment und umschließen die Genitaltasche,

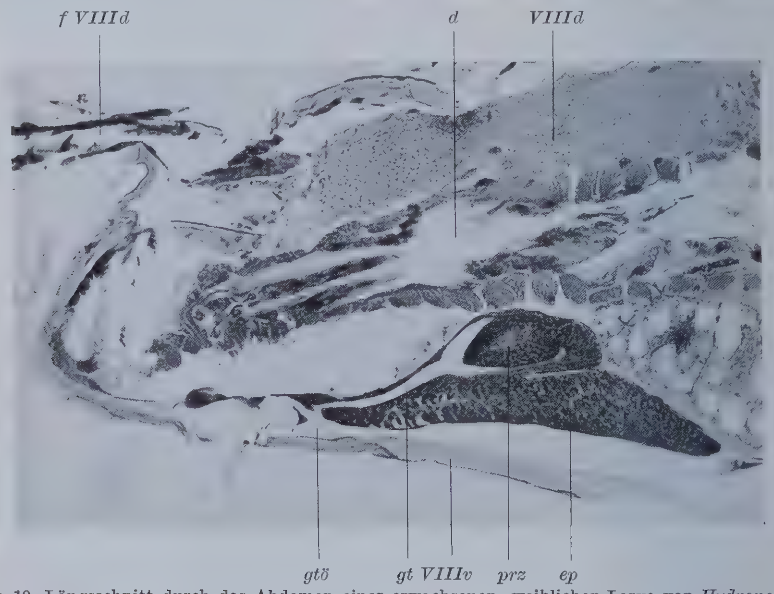


Abb. 10. Längsschnitt durch das Abdomen einer erwachsenen, weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *VIIId* 8. Tergit, *VIIIv* 8. Sternit, *f VIIId* Fortsatz des 8. Tergites, *d* Darm, *ep* erhöhtes Epithel des 8. Sternites, *gt* Genitaltasche, *gtö* Genitaltaschenöffnung, *prz* Primitivzapfen. Vergr. 225×.

in der die beiden mächtig angewachsenen Primitivzapfen liegen (Abb. 11), die jedoch ebenfalls nur in ihrer caudalsten Partie selbständig, zum größten Teile aber dorsal mit der Genitaltaschenwand verwachsen sind, wobei sie nach vorn zu immer mehr zurücktreten und schließlich ganz verschwinden. Der Spalt, der das 8. Sternit teilt, schneidet immer weiter ein, so daß nun die Genitaltasche in ihrer ganzen Länge mit der Außenwelt in direkter Verbindung steht. Nach vorn wächst der Spalt in Form einer tiefen, schmalen Rinne mit sehr hohem Epithel über das Vorderende der Genitaltasche hinaus fort (Abb. 12) und erreicht schließlich den Vorderrand des 8. Segmentes, wo er sich mit der Anlage des 7. Segmentes verbindet. Der dorsale Teil des schmalen Lumens dieser Rinne ist im

mittleren Teile deutlich nach links gekrümmt, die ersten Anzeichen der weiteren Entwicklung (Abb. 12).

Auf der Ventralseite des 7. Sternites hat sich in der Mitte vor dem



Abb. 11. Querschnitt durch das Abdomen einer erwachsenen, weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *gt* Genitaltasche, *prz* Primitivzapfen, *s* Längsspalt des 8. Sternites. Vergr. 540×.

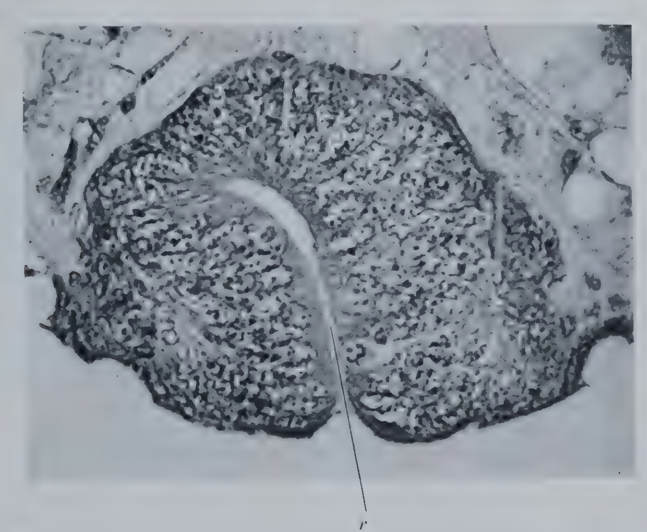


Abb. 12. Querschnitt durch das Abdomen einer erwachsenen, weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *r* Längsrinne im 8. Sternit. Vergr. 540×.

Hinterrande eine Tasche eingesenkt, die ebenfalls in ihrem caudalen Teile durch einen Längsspalt mit der Außenwelt in Verbindung steht (Abb. 13). Die ziemlich kleine Anlage, die aber ein wohlentwickeltes

Lumen aufweist, endet vorn blind. An das Vorderende dieser Tasche legen sich die beiden Bläschen, deren Bildung ich schon früher beschrieben habe und in denen sich jetzt ebenfalls ein deutliches Lumen entwikkelt hat (Abb. 14), seitlich an, ohne daß es aber zu einer Verschmelzung der Lumina käme. Nach vorn zu setzen sich die beiden Bläschen in zwei feine Fäden fort, durch die sie mit den Ovarien in Verbindung stehen. Es sind dies die Genitalstränge, die sich bei den jungen Larven an die Hypodermis am Vorderrande des 7. Sternites ansetzen, ohne mit der ersten Anlage der beiden Bläschen sich zu verbinden, wie ich an Längsschnitten einwandfrei nachweisen konnte. Erst jetzt ist diese Verbindung zustande gekommen. Die beiden Bläschen stellen die ektodermalen Anlagen der Endteile der Ovidukte dar, während die mediane Tasche zum Eiergang wird.

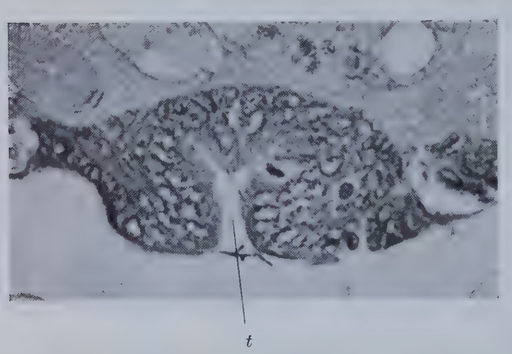


Abb. 13. Querschnitt durch das Abdomen einer erwachsenen, weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* Steph. *t* unpaare Tasche der Anlage des 7. Segmentes. Vergr. 540×.

Wie beim Männchen erfolgt nun auch hier ein teilweises Vor- und

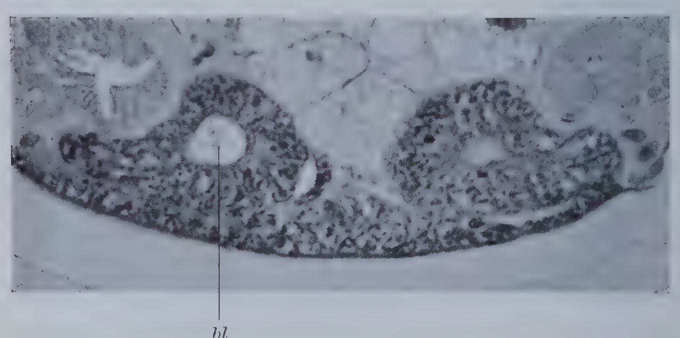


Abb. 14. Querschnitt durch das Abdomen einer erwachsenen, weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* Steph. *bl* paarige Bläschen (Primärkanälchen) der Anlage des 7. Segmentes. Vergr. 540×.

Umstülpen der Genitaltasche, wobei die Primitivzapfen weit über die beiden Hälften des 8. Sternites nach hinten vorgeschoben werden (Abb. 15), so daß in Querschnitten, wo auch die Hälften des 8. Sternites getroffen sind, nur mehr die basalsten Teile der Primitivzapfen dort, wo sie bereits in die Wandung der Genitaltasche übergehen, zu sehen sind (Abb. 16). Es handelt sich aber offenbar weniger um ein richtiges Vorstülpen der Primitivzapfen (Abb. 17 c—e), als vielmehr darum, daß die

Primitivzapfen in ihrer Gesamtheit im Verhältnis zur übrigen Genitaltasche nach hinten verschoben werden (Abb. 17 b). Einige schematische Zeichnungen sollen das erläutern.

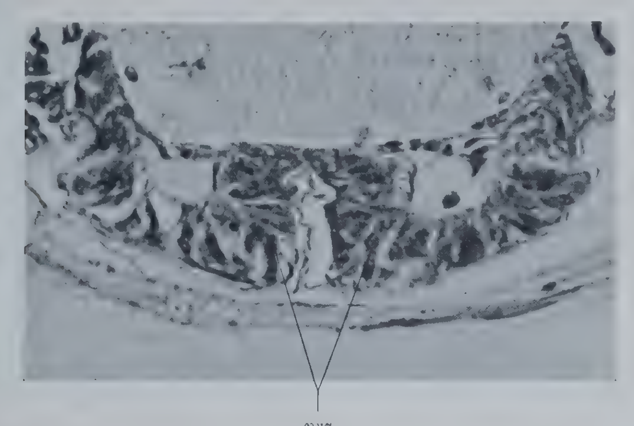


Abb. 15. Querschnitt durch das Abdomen einer weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. in der Puppenwiege. *prz* Primitivzapfen. Vergr. 540×.

Abb. 17 a zeigt die ursprüngliche Lage, Abb. 17 b und e das Ergebnis nach der Verlagerung. Gegen eine tatsächliche richtige Vorstülpung, wie ich sie noch in meiner Arbeit über den männlichen Geschlechtsapparat

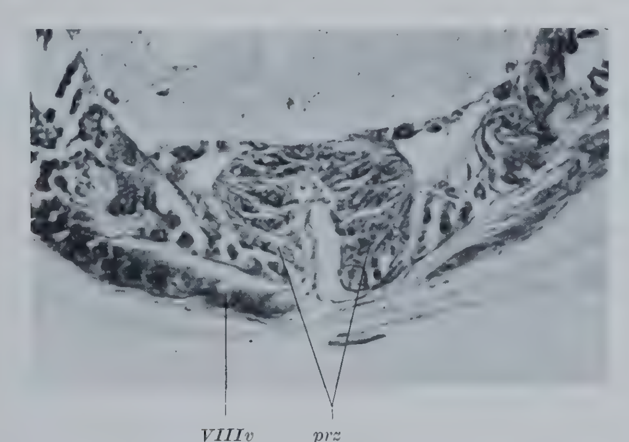


Abb. 16. Querschnitt durch das Abdomen einer weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. in der Puppenwiege. *VIIIv* 8. Sternit, *prz* Primitivzapfen. Vergr. 540×.

annahm (HEBERDEY 1928, S. 540, Textabb. 1 und 2), spricht folgendes: Wenn an irgendeiner Stelle einer Tasche die Wand nach innen vorgestülpt wird, dann muß das Lumen den nach innen vorgestülpten Teil in Form einer Ringfurche umgeben. Das ist jedoch bei den Primitivzapfen keineswegs der Fall, niemals findet sich dorsal von den vorgestülpten Primitivzapfen

ein Lumen, das tiefer einschneidet als die Primitivzapfen schon vor der Vorstülpung dorsal von dem Epithel der Genitaltasche getrennt waren. So sind die Primitivzapfen der Weibchen, die vor der Vorstülpung dorsal nur durch ein ganz kurzes Einschneiden des Lumens der Genitaltasche vom Epithel derselben getrennt sind und sehr bald mit ihr verwachsen, auch nachher dorsal nicht stärker abgesetzt und ein Anzeichen dafür, daß der dorsale Teil der Ringfurche des Lumens vielleicht durch Verwachsen der Epithelien und nachfolgendes Resorbieren derselben verschwinde (Abb. 17 c—e), konnte ich niemals finden. Es macht natürlich einig Schwierigkeiten, sich vorzustellen, wie eine solche Verschiebung einer Gewebspartie (Abb. 17 b) vor sich gehe, ohne daß es dabei zu Kontinuitätsverletzungen innerhalb des umgebenden Gewebes kommt. Ein Beweis dafür aber, daß solche Verschiebungen stattfinden, ist z. B. die

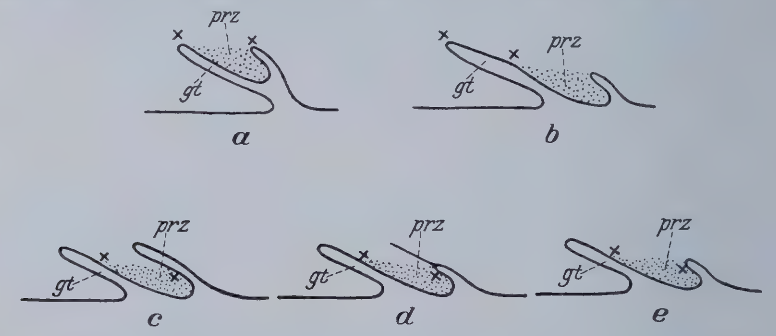


Abb. 17. Schematische Zeichnungen zur Erläuterung der Verlagerung der Primitivzapfen. *a* vor der Verlagerung, *b* nach der Verlagerung unter der Annahme einer Verschiebung der Primitivzapfen. *c—e* nach der Verlagerung unter der Annahme eines Vorstülpens der Primitivzapfen. *gt* Genitaltasche, *prz* Primitivzapfen, ×—× gleiche Punkte der Genitaltaschenwand.

Drehung des Kopulationsapparates von *Hydroporus ferrugineus* Steph. beim Schlüpfen der Imago, wo eine andere Deutungsmöglichkeit überhaupt nicht besteht. Ich bin der Meinung, daß solche Verschiebungen vielleicht gar nicht so selten auftreten, aber nicht beachtet oder anders zu deuten gesucht wurden.

Sobald die mediane Rinne am 8. Sternit, die nun einfach eine Fortsetzung der Genitaltasche darstellt, bis zum Vorderrande des Segmentes vorgedrungen ist, schließen sich ihre Ränder von vorn nach hinten fortschreitend wieder bis etwa dort, wo ursprünglich das Vorderende der Genitaltasche lag, und bilden so ein Rohr (Abb. 20). Ventral ist die Verwachsung der Ränder der Rinne noch durch eine nach hinten tiefer werdende Furche in der Hypodermis angedeutet, die aber später verschwindet. Vom Grunde der Genitaltasche, dort wo das durch Verschmelzung entstandene Rohr hinten endet, wächst nun allmählich eine horizontale Falte in das Lumen der Genitaltasche vor (Abb. 18) und trennt diese in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt (Abb. 19). Der dorsale Teil

setzt sich nach vorn in die aus der medianen Rinne entstandenen Röhre fort, die ventrale steht durch den medianen Spalt des 8. Sternites direkt

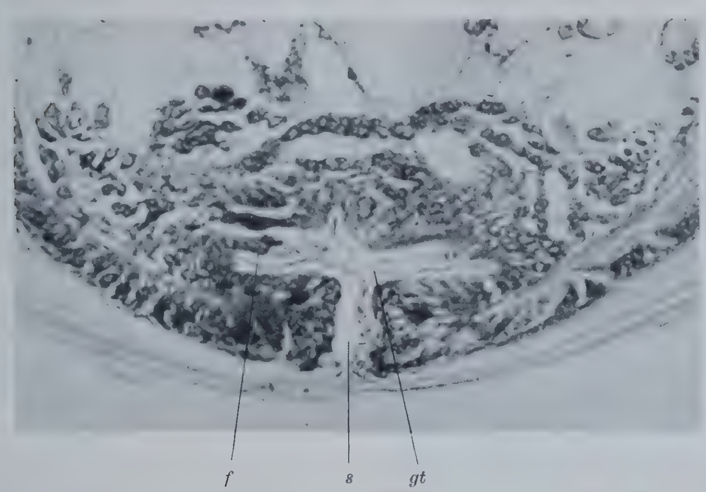


Abb. 18. Querschnitt durch das Abdomen einer weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* Steph. in der Puppenwiege. *f* Querfalte in der Genitaltasche, *gt* Genitaltasche, *s* Längsspalt des 8. Sternites. Vergr. 540×.

mit der Außenwelt in Verbindung und ist im Querschnitt etwa T-förmig. Dieser Teil der ursprünglichen Genitaltasche verflacht nach vorn immer mehr und verschwindet schließlich ganz.

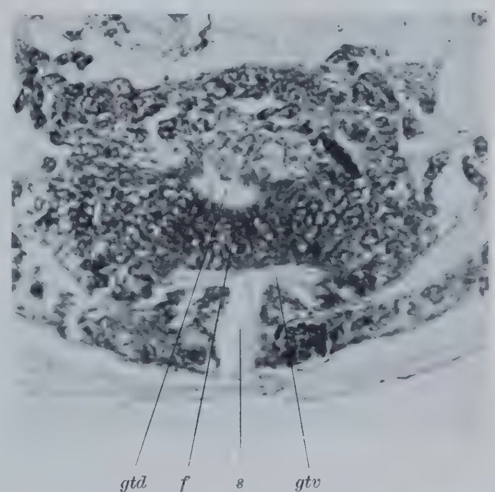


Abb. 19. Querschnitt durch das Abdomen einer weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* Steph. in der Puppenwiege. *f* Querfalte in der Genitaltasche, *gtd* dorsaler Teil der Genitaltasche, *gtv* ventraler Teil der Genitaltasche, *s* Längsspalt des 8. Sternites. Vergr. 540×.

Ein Vergleich mit dem Männchen zeigt, daß diese Falte vollkommen einer Falte entspricht, die ich dort mit Sicherheit als das sich erst in der Puppe entwickelnde 9. Sternit feststellen konnte und ich glaube, daß es berechtigt ist, diese beiden Bildungen, die sich in beiden Geschlechtern zu gleicher Zeit an gleicher Stelle differenzieren und weitgehend in der Ausbildung übereinstimmen, zu homologisieren und diese Falte auch beim Weibchen als das 9. Sternit anzusprechen, um so mehr, als ich später

zeigen werde, daß die weibliche Geschlechtsöffnung bei den Käfern immer hinter dem 9. Sternit gelegen ist. Es stellt demnach ebenso wie beim Männchen jener Teil der ursprünglichen Genitaltasche, der ventral von dieser Falte gelegen ist (Abb. 19), in Wahrheit die Intersegmentalfalte zwischen 8. und 9. Sternit dar, die an der Differenzierung der Geschlechtsausführwege keinerlei weiteren Anteil hat, und es besteht die Genitaltasche der jungen Larve eigentlich aus der Genitaltasche im engeren Sinne und der Intersegmentalfalte zwischen 8. und 9. Sternit. Ebenso mündet die Genitaltasche (im engeren Sinne)[1] nun hinter dem 9. Sternit, also in der Segmentalfalte zwischen diesem und dem nicht entwickelten 10. Man muß also annehmen, daß bei der Bildung der Genitaltasche in der jungen Larve das Zellmaterial, das zur Bildung des einstweilen nicht in Erscheinung tretenden 9. Sternites bestimmt war, mit eingesenkt wurde, daß also die Lage und Mündung der Genitaltasche und damit auch die Lage der Primitivzapfen von vorn herein dorsal und hinter dem 9. Sternit lag. Nur infolge der fehlenden Ausbildung des 9. Sternites während der Larvenentwicklung differenziert sich die Genitaltasche scheinbar in Verbindung mit dem 8. Sternit. Auch hierin zeigt sich wieder eine weitgehende Übereinstimmung mit den ganz entsprechenden Verhältnissen beim Männchen.

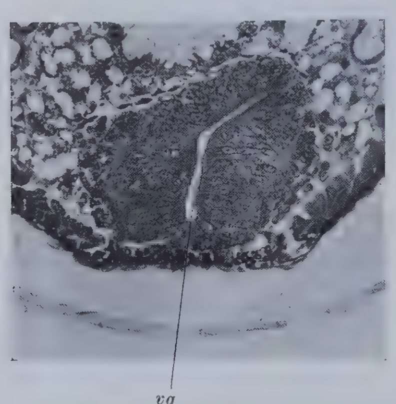


Abb. 20. Querschnitt durch das Abdomen einer weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. in der Puppenwiege. *vg* das aus der Längsrinne des 8. Sternites entstandene Rohr, die Anlage der Vagina. Vergr. 225×.

Nach hinten reicht das 9. Sternit fast soweit als die beiden Hälften des 8. Sternites und scheidet so von neuem die Genitaltasche von der Außenwelt, mit der sie nun wieder nur an ihrem caudalen Ende in Verbindung steht, während sich an ihrem Vorderende die inzwischen zu einem Rohr geschlossene Rinne, die die Anlage der Vagina und ihrer Derivate darstellt, anschließt. Die Genitaltasche geht ganz allmählich in dieses Rohr über und bildet bei der Imago die Mündungspartie der Vagina.

Die weitere Differenzierung vollzieht sich nun an dem an die Genitaltasche vorn anschließenden Rohr, der Anlage der Vagina. Wenn man an Hand von Querschnitten von hinten nach vorn fortschreitend die Verhältnisse studiert, sieht man, daß sich zuerst das Lumen des Rohres sehr vergrößert, wobei es zu einem sehr schmalen, senkrechten Spalt wird.

[1] Im folgenden werde ich diesen Zusatz weglassen, es handelt sich immer, wenn nicht besonders erwähnt, um die eigentliche Genitaltasche dorsal vom 9. Sternit.

Dann krümmt sich die dorsale Hälfte dieses Spaltes in einem Winkel von etwa 45° nach rechts, um sich bald darauf quer nach links zu wenden, so daß das Lumen hier im Querschnitt hakenförmig erscheint (Abb. 21).

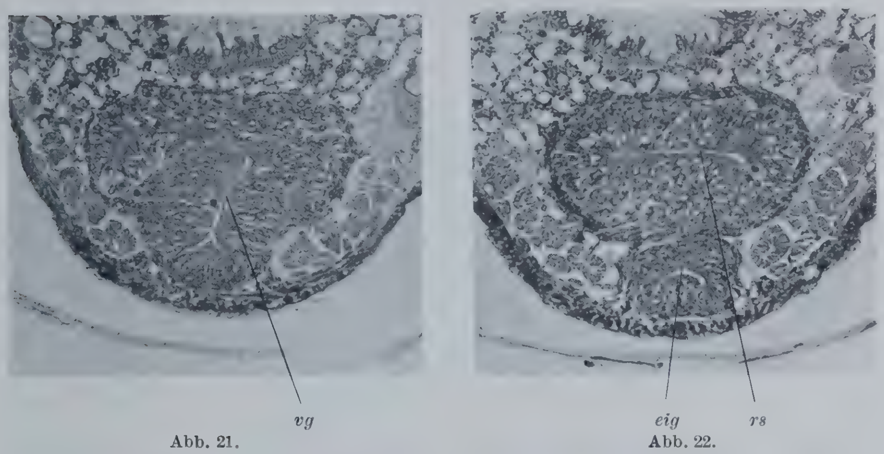


Abb. 21. Abb. 22.

Abb. 21. Querschnitt durch das Abdomen einer weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. in der Puppenwiege. *vg* das aus der Längsrinne des 8. Sternites entstandene Rohr, die Anlage der Vagina. Vergr. 225×. — Abb. 22. Querschnitt durch das Abdomen einer weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. in der Puppenwiege. *eig* Anlage des Eierganges, *rs* Anlage des Receptaculum seminis. Vergr. 225×.

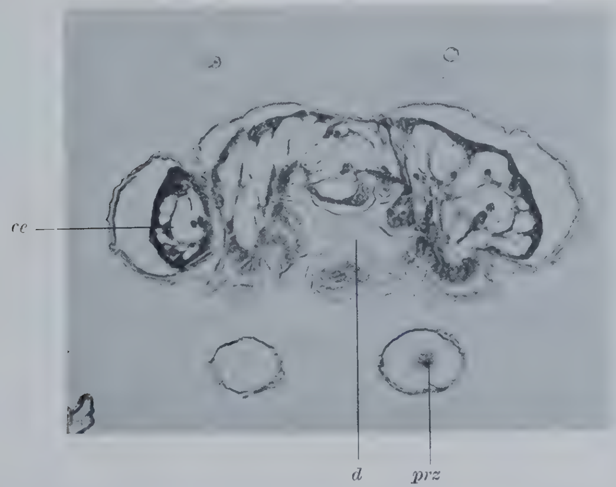


Abb. 23. Querschnitt durch das Abdomen einer weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. knapp vor der Verpuppung. *ce* Cerci, *d* Darm, *prz* Primitivzapfen. Vergr. 225×.

Noch weiter vorn trennt sich nun der dorsale Teil des Lumens vom ventralen und wächst in Form eines horizontalen Spaltes, der Anlage des Receptaculum seminis, nach vorn aus (Abb. 22), während der ventrale

Teil sich mit der Anlage des Eierganges, die sich, wie früher festgestellt, im 7. Segment entwickelt, verbindet und ventral von der Anlage des Re-



Abb. 24. Querschnitt durch das Abdomen einer weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. knapp vor der Verpuppung. *VIII v* 8. Sternit, *d* Darm, *prz* Primitivzapfen. Vergr. 225×.

ceptaculum seminis in Form eines Ganges mit zuerst verkehrt Y-förmigem, dann bogig gekrümmtem Lumen nach vorn verläuft. Die genaue Stelle, wo die Anlagen, die sich aus dem 7. und 8. Sternit differenzieren, verschmelzen, vermochte ich nicht festzustellen. Es bleibt daher unentschieden, ob der gesamte Eiergang sich aus der Anlage des 7. Sternites differenziert oder ob vielleicht seine erweiterte Endpartie (vgl. Abbild. 27) der Anlage des 8. Sternites angehört.

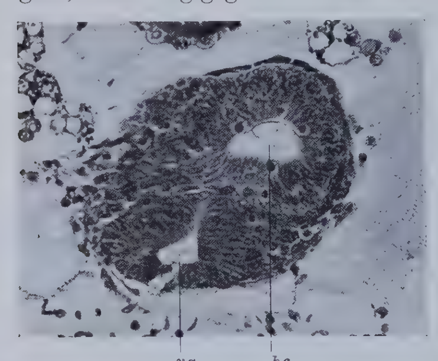


Abb. 25. Querschnitt durch das Abdomen einer weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. knapp vor der Verpuppung. *bc* Anlage der Bursa copulatrix, *vg* Anlage der Vagina. Vergr. 225×.

Allmählich wachsen währenddessen die Primitivzapfen zu ziemlich langen, kegelförmigen Zapfen aus, die weit über die nun auch ziemlich stark schuppenförmig ausgebildeten Hälften des 8. Sternites (Abb. 24) hinausragen. Abb. 23 zeigt einwandfrei, daß eine Verwechslung mit den Cerci, woran man bei den Imagines, denen die Cerci fehlen, vielleicht denken könnte, ganz ausgeschlossen ist. Cerci sowohl als auch die Primitivzapfen sind deutlich zu erkennen.

Das spaltförmige Lumen des Rohres, das die Anlage der Vagina und ihrer Derivate darstellt, wird nun, von vorn nach hinten fortschreitend, durchgeschnürt, dadurch, daß die beiderseitigen Epithelien in der Mitte miteinander verwachsen. Es entstehen so zwei übereinander liegende Gänge (Abb. 25). Der ventrale stellt die Vagina dar, aus dem dorsalen, der sich vorne in die Anlage des Receptaculum seminis fortsetzt, entwickeln sich die Bursa copulatrix und der Ductus receptaculi. Nur ganz vorn, wo die Trennung zwischen der dorsalen Anlage des Receptaculum seminis und der ventralen des Vorderendes der Vagina stattfindet, kommt es auf ganz engem Bereiche nicht zur Durchschnürung des Lumens, so daß hier ein feiner Gang, der Ductus seminalis, entsteht, der die Vagina mit dem Receptaculum seminis verbindet. Dieser Gang macht die eigentümliche Krümmung, die das Lumen des einheitlichen Ganges dort früher zeigte, mit, d. h. er wendet sich von der Vagina aus nach rechts und oben und mündet von der rechten Seite in die Anlage des Receptaculum seminis ein. Diesen Gang kann man, da sich diese Partie noch kaum in die Länge gestreckt hat, auf wenigen Querschnitten ganz durchverfolgen. In Abb. 26 ist ein solcher Schnitt abgebildet, der ganze Verlauf des Ductus seminalis ist darauf, auch soweit das Lumen nicht getroffen ist, ohne weiteres zu erkennen.

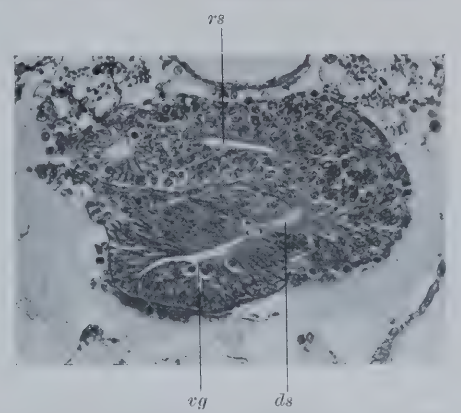


Abb. 26. Querschnitt durch das Abdomen einer weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. knapp vor der Verpuppung. *ds* Anlage des Ductus seminalis, *rs* Anlage des Receptaculum seminis, *vg* Anlage der Vagina. Vergr. 225×.

B. Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsausführwege in der Puppe.

Während sich in der Larve, allerdings hauptsächlich bei der Entwicklung der Puppe in der erwachsenen in der Puppenwiege ruhenden Larve, bereits sämtliche Teile der weiblichen Geschlechtsausführwege angelegt haben, kommt es in der Puppe nun zur Herausbildung der einzelnen Abschnitte in ihren groben Zügen. In zwei Punkten ist die Weiterentwicklung in der Puppe besonders deutlich zu erkennen. Erstens hat die Trennung zwischen Bursa copulatrix und Vagina durch Verwachsung der Seitenwände bis an die Mündung des ursprünglich einheitlichen Lumens der Geschlechtsausführwege durchgegriffen, so daß man nun von einer doppelten Geschlechtsöffnung sprechen kann. Der dorsale Teil wird am besten als Bursa copulatrix bezeichnet, da er eine zur Aufnahme des Penis und der Spermatophoren dienende Differenzierung der Vagina darstellt,

während ich den ventralen auch weiterhin als Vagina bezeichne. Der Mündungsbereich beider Abschnitte gehört jedoch der Anlage nach der ganz verflachten und nicht mehr unterscheidbaren Genitaltasche an, da sich in diesem Bereiche die ihr angehörigen Primitivzapfen ansetzen. Zweitens aber hat sich der rostrale Teil der Anlage bedeutend in die Länge gestreckt. Als Folge davon kommt es zu einer deutlichen Scheidung zwischen Bursa copulatrix, Ductus receptaculi, an dem sich noch ein

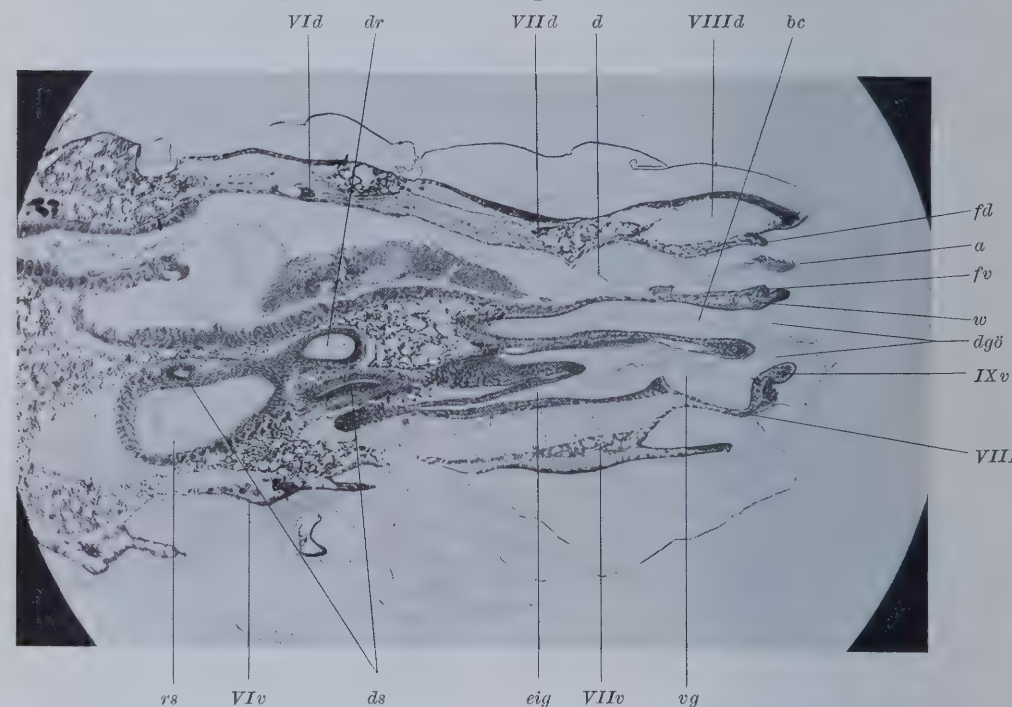


Abb. 27. Längsschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *VId*—*VIIId* 6.—8. Tergit. *VIv*—*IXv* 6.—9. Sternit, *a* Afteröffnung, *bc* Bursa copulatrix, *d* Darm, *dgö* doppelte Geschlechtsöffnung, *dr* Ductus receptaculi, *ds* Ductus seminalis, *eig* Eiergang, *fd* dorsale Falte des Analkonus, *fv* ventrale Falte des Analkonus, *rs* Receptaculum seminis, *vg* Vagina, *w* Trennungswand zwischen Darm und Geschlechtsapparat. Vergr. 125×.

blindes Anhängsel bildet, und Receptaculum seminis, sowie zur Ausbildung eines langen Ductus seminalis. Außerdem ist als Folge des gesamten Längenwachstums die Vagina über die Mündung des Eierganges nach vorn gewachsen; in ihr Vorderende mündet der Ductus seminalis.

Die Rekonstruktion des Geschlechtsapparates der Puppe in einer Seitenansicht (Abb. 28), ein Längsschnitt (Abb. 27) und die Querschnitte (Abb. 29—42) geben von den Verhältnissen ein viel klareres Bild als es mit Worten möglich wäre. Ich möchte mich daher auf einen Kommentar der Abbildungen beschränken und verfolge dabei die Schnitte in der Rich-

tung von hinten nach vorn. Am weitesten nach hinten ragen die langen, schmal konischen Primitivzapfen und das 8. Tergit. Bald darauf tritt

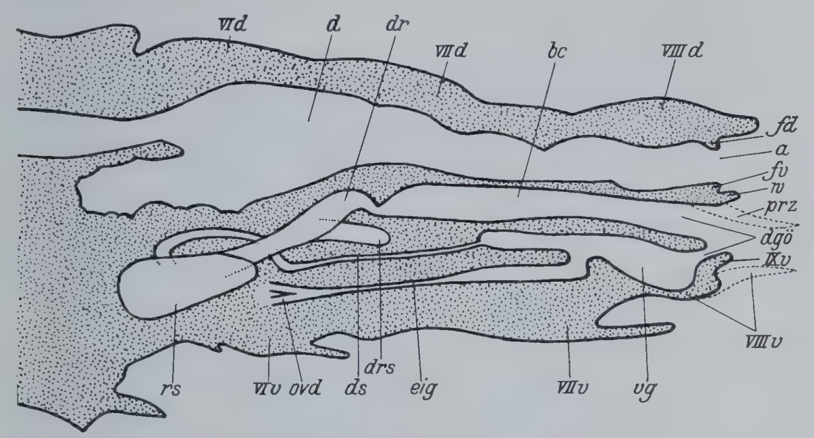


Abb. 28. Rekonstruktion des Geschlechtsapparates einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. nach Längsschnitten, aus denen auch Abb. 27 stammt. *VId—VIIId* 6. bis 8. Tergit, *VIv—IXv* 6.–9. Sternit, *a* Afteröffnung, *bc* Bursa copulatrix, *d* Darm, *dgö* doppelte Geschlechtsöffnung, *dr* Ductus receptaculi, *drs* Anhangsdrüse des Ductus receptaculi, *ds* Ductus seminalis, *eig* Eiergang, *fd* dorsale Falte des Analkonus, *fv* ventrale Falte des Analkonus, *ovd* Ovidukte, *prz* Primitivzapfen, *rs* Receptaculum seminis, *vg* Vagina, *w* Trennungswand zwischen Darm und Geschlechtsapparat. Vergr. 125×.

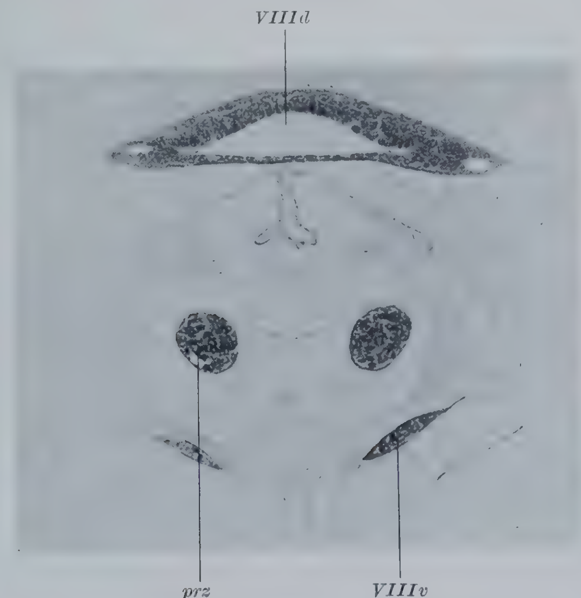


Abb. 29. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *VIIId* 8. Tergit, *VIIIv* 8. Sternit, *prz* Primitivzapfen. Vergr. 225×.

ventral von den Primitivzapfen auch das terminal zweigespaltene 8. Sternit auf (Abb. 29). Dann ist auch eine ventrale Schuppe getroffen

(Abb. 30), mit der die Primitivzapfen verschmelzen und die mit dem 8. Tergit den After begrenzt (Abb. 31). Zwei kleine Falten, eine dorsale

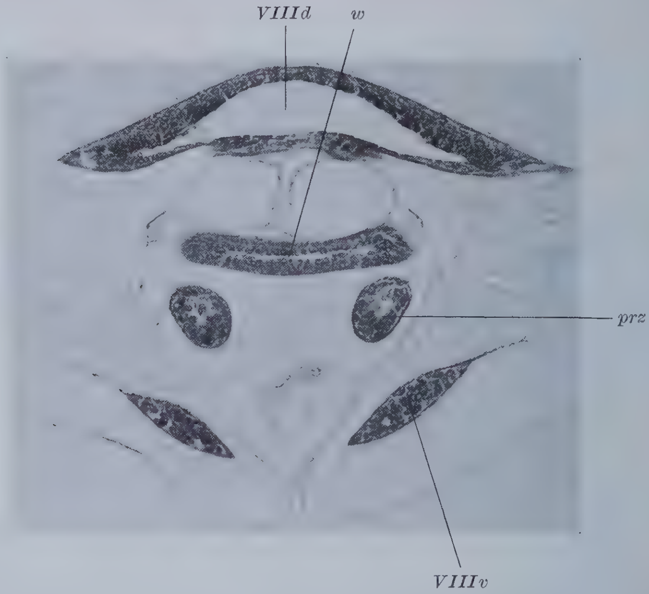


Abb. 30. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *VIIId* 8. Tergit, *VIIIv* 8. Sternit, *prz* Primitivzapfen, *w* Trennungswand zwischen Darm und Geschlechtsapparat. Vergr. 225×.

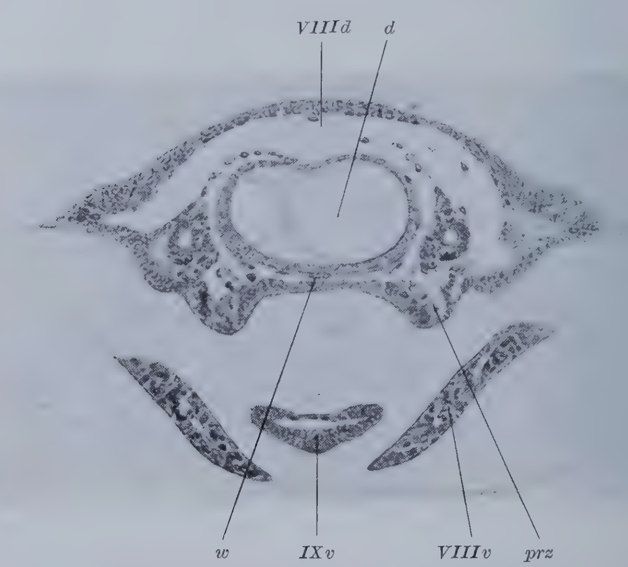


Abb. 31. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *VIIId* 8. Tergit, *VIIIv*, *IXv* 8., 9. Sternit, *d* Darm, *prz* Primitivzapfen, *w* Trennungswand zwischen Darm und Geschlechtsapparat. Vergr. 225×.

und eine ventrale, die sich innerhalb des Anus (Abb. 27 und 28) vorfinden, möchte ich nicht mehr, wie ich es noch in meiner Arbeit über den männlichen Geschlechtsapparat tat (HEBERDEY 1928), als Reste des 10. Segmentes auffassen, sondern ich halte sie jetzt nur mehr für Differenzierungen um die Afteröffnung, etwa entsprechend einem Analkonus. Es lautet mithin die Abdominalformel für Puppe und Imago beider Geschlechter:

$$\frac{1., 2., \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots 8., -}{(1.), 2., \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots 8., (9.)},$$

während bei den Larven auch das 9. Sternit nicht ausgebildet ist. Die Abdominalformel der Larve lautet daher:

$$\frac{1., 2., \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots 8.}{1., 2., \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots 8.}.$$

Die Ventralwand der den Anus ventral begrenzenden Schuppe ist die direkte Fortsetzung der Dorsalwand der Bursa copulatrix bzw. der Genitaltasche.



Abb. 32. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *VIIId* 8. Tergit, *VIIIv*, *IXv* 8., 9. Sternit, *d* Darm, *prz* Primitivzapfen, *sch* Scheidewand zwischen Bursa copulatrix und Vagina, bzw. zwischen den beiden Geschlechtsöffnungen, *w* Trennungswand zwischen Darm und Geschlechtsapparat. Vergr. 225 ×.

Zwischen den beiden Hälften des 8. Sternites tritt das 9. Sternit terminal als selbständige unpaare Schuppe auf (Abb. 31), die sich aber, nachdem sich die beiden Hälften des 8. Sternites untereinander und mit dem 8. Tergit verbunden haben und die Trennungswand zwischen Bursa copulatrix und Vagina ebenfalls als eine an ihrem Hinterrande unpaare Schuppe aufgetreten ist (Abb. 32), ventral und median sehr bald mit dem 8. Sternit

verbindet (Abb. 33). Dadurch, daß die Ränder des 9. Sternites und der hinten schuppenförmig frei in die Genitaltasche hineinragenden Tren-

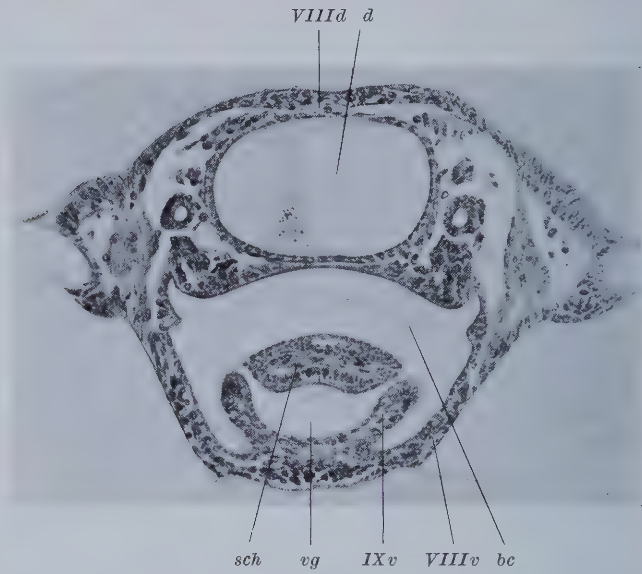


Abb. 33. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *VIIId* 8. Tergit, *VIIIv*, *IXv* 8., 9. Sternit, *bc* Bursa copulatrix, *d* Darm, *sch* Scheidewand zwischen Bursa copulatrix und Vagina, *vg* Vagina. Vergr. 225×.

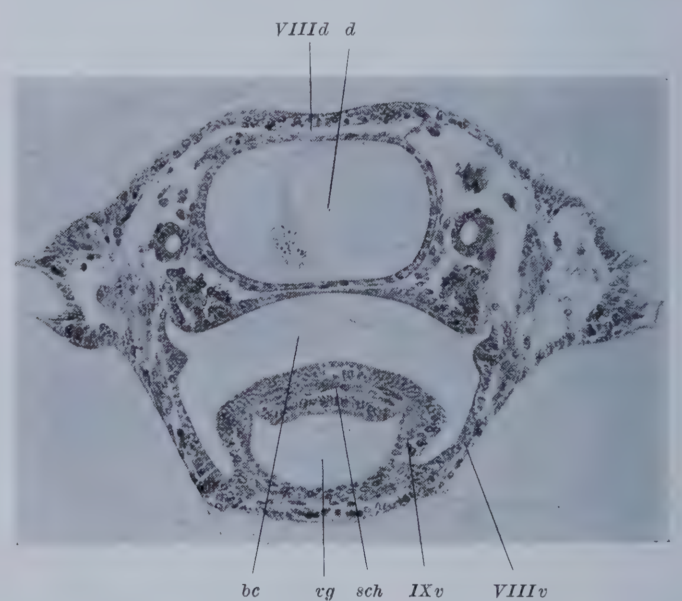


Abb. 34. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *VIIId* 8. Tergit, *VIIIv*, *IXv* 8., 9. Sternit, *bc* Bursa copulatrix, *d* Darm, *sch* Scheidewand zwischen Bursa copulatrix und Vagina, *vg* Vagina. Vergr. 225×.

nungswand von Bursa copulatrix und Vagina sich verbinden, kommt es zu einer vollständigen Scheidung der Vagina von der Bursa copulatrix



Abb. 35. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *VIIv*, *VIIIv* 7., 8. Sternit, *bc* Bursa copulatrix, *vg* Vagina. Vergr. 225.

(Abb. 34), wobei jene eine viel geringere Breitenausdehnung besitzt als diese und zugleich noch ihre Mündung durch das terminal schuppen-

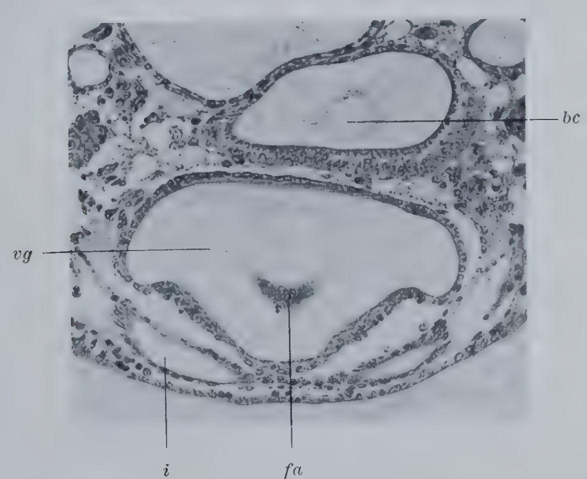


Abb. 36. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *bc* Bursa copulatrix, *fa* Falte in der Vagina hinter der Mündung des Eierganges, *i* Intersegmentalfalte zwischen 7. u. 8. Sternit, *vg* Vagina. Vergr. 225×.

förmig nach oben gerichtete 9. Sternit mehr minder verdeckt ist, wodurch verhindert werden dürfte, daß der Penis bei der Kopulation gelegentlich in die Vagina statt in die Bursa copulatrix eingeführt wird

(Abb. 27, 28). Weiter vorn hat die Vagina etwa die gleiche Breite wie die Bursa copulatrix und ist von ihr durch eine dünne horizontale Querwand

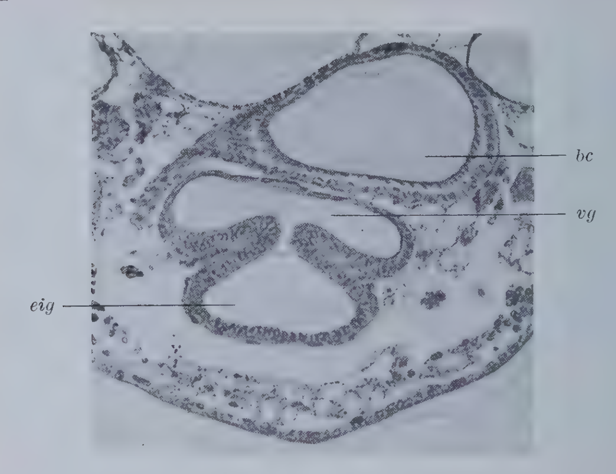


Abb. 37. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *bc* Bursa copulatrix, *eig* Eiergang, *vg* Vagina. Vergr. 225×.

geschieden (Abb. 35). Hinter der Mündung des Eierganges in die Vagina (Abb. 37) kommt es zur Bildung einer kleinen nach hinten gerichteten

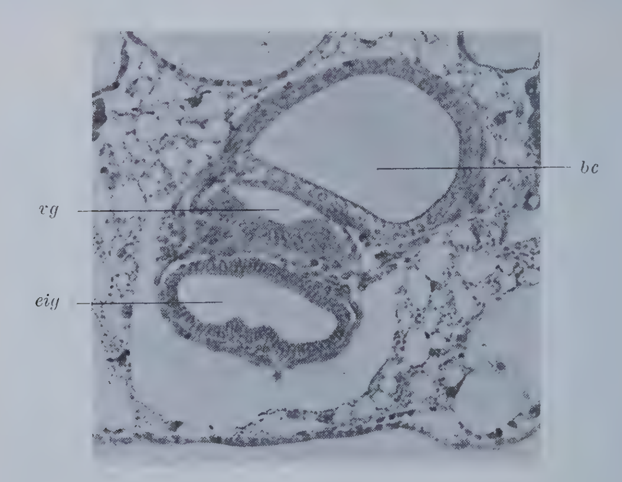


Abb. 38. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *bc* Bursa copulatrix, *eig* Eiergang, *vg* vorderster Abschnitt der Vagina, in den Ductus seminalis übergehend. Vergr. 225×.

Schuppe, die wohl die aus dem Eiergang austretenden Eier gegen die Dorsalwand der Vagina drücken und dort festhalten soll (Abb. 36). Da hier sicherlich die Befruchtung stattfindet, so werden sich die Eier bei

diesem Vorgang immer in genau der gleichen Stellung befinden, was für das Auffinden der Micropyle durch die Spermatozoen gewiß von Bedeu-

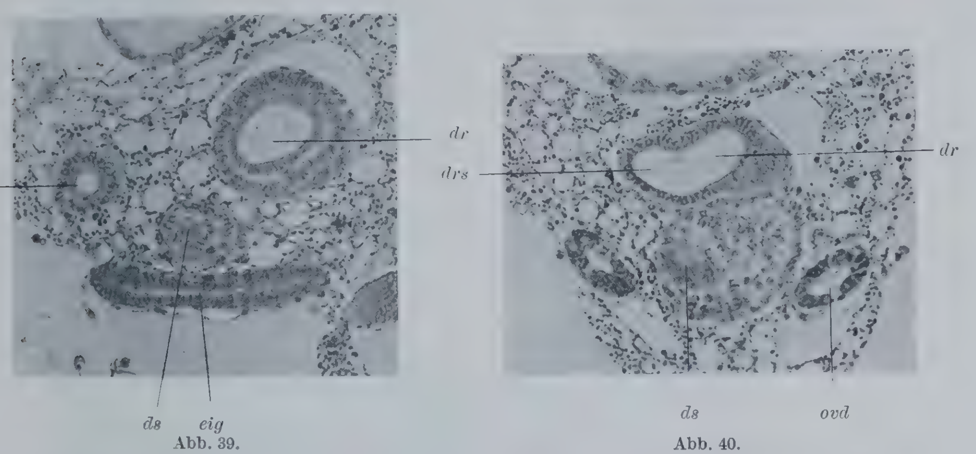


Abb. 39. Abb. 40.

Abb. 39. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *dr* Ductus receptaculi, *drs* Anhangsdrüse des Ductus receptaculi, *ds* Ductus seminalis, *eig* Eiergang. Vergr. 225 ×. — Abb. 40. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *dr* Ductus receptaculi, *drs* Anhangsdrüse des Ductus receptaculi, Übergangsstelle in den Ductus receptaculi, *ds* Ductus seminalis, *ovd* Ovidukte. Vergr. 225 ×.

tung ist. Der vor der Mündung des Eierganges gelegene Teil der Vagina hat ein niedriges Lumen, während die Breite sich nicht verändert hat

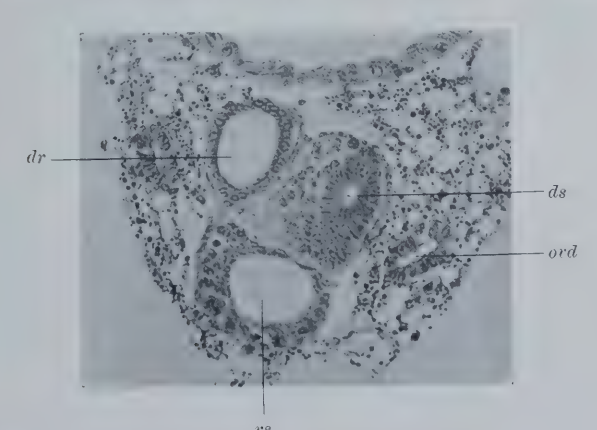


Abb. 41. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *dr* Ductus receptaculi, *ds* Ductus seminalis, *ovd* Ovidukte, *rs* Receptaculum seminis. Vergr. 225×.

(Abb. 37). Ziemlich bald geht die Vagina dann in den äußerst feinen Ductus seminalis über, der von einer mächtigen Epithelschichte umgeben ist (Abb. 38, 39). Er verläuft zuerst gerade nach hinten, wendet sich

dann auf die rechte Seite und nach aufwärts (Abb. 40, 41), wobei er den Ductus receptaculi rechts umgreift und mündet von der rechten Seite in das Receptaculum seminis (Abb. 42). Dieses ist eine ziemlich umfangreiche längliche, im Querschnitt ungefähr kreisförmige Blase (Abb. 27, 28, 41, 42). Der Eiergang hat zuerst ein weites Lumen (Abb. 37, 38), bald aber flacht es sich dorsoventral sehr stark ab und wird im Querschnitt zu einem queren Spalt (Abb. 39). Im weiteren Verlauf teilt er sich dann in die beiden Ovidukte (Abb. 40—42), die sich im Bereiche des Vorderendes des Receptaculum seminis in die einzelnen Eiröhren aufspalten.

Die Bursa copulatrix, hinten zwischen Darm und Vagina gelegen (Abb. 34, 35), ist vorn etwas auf die rechte Seite (Abb. 36—38) verlagert. Sie stellt ein weites Rohr dar und ragt beträchtlich über das Vorderende

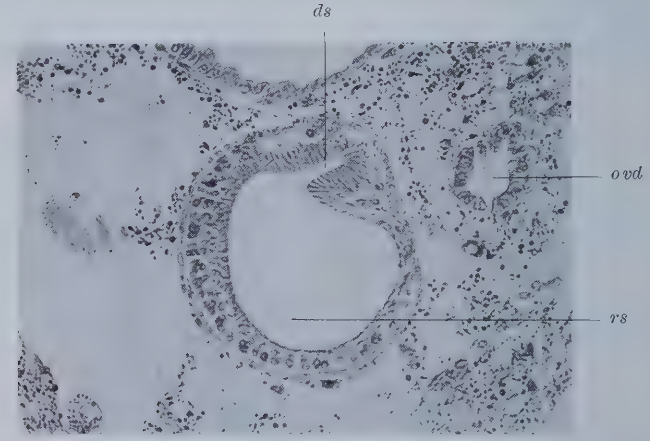


Abb. 42. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *ds* Ductus seminalis, *ovd* Ovidukte, *rs* Receptaculum seminis. Vergr. 225×.

der Vagina nach vorn. Dann verengt sie sich plötzlich und geht in den Ductus receptaculi über. Dieser macht vor seiner Mündung in die Bursa copulatrix eine S-förmige Krümmung und verläuft dann ziemlich gerade nach vorn, um etwa am Hinterende des Receptaculum seminis von oben her in dieses einzutreten (Abb. 39—41). Etwa in der Mitte des Ductus receptaculi mündet ein nach hinten gerichteter Blindsack ein, der symmetrisch zu dem rechts gelegenen hinteren Teile des Ductus receptaculi auf der linken Seite gelegen ist (Abb. 39, 40).

Auf die Histologie der einzelnen Abschnitte möchte ich nicht weiter eingehen, ich werde darüber gelegentlich der Besprechung der Verhältnisse bei der Imago kurz berichten, die Epithelien bestehen mit Ausnahme des Ductus seminalis und der Ventralseite des vorderen Abschnittes der Vagina, die ein hohes Cylinderepithel aufweisen, aus etwa kubischen Zellen, wobei je nach der Stelle bald die Höhen- bald die Breitendimension etwas überwiegt.

C. Die Entwicklung der Geschlechtsausführwege bei der Imago. Der Bau des fertigen Apparates.

Am Bau des Geschlechtsapparates treten in der schlüpfenden Imago nur mehr geringfügige Änderungen auf, von Bedeutung ist lediglich die Absonderung der chitinigen Intima, die nun sämtlichen Teilen ihr endgültiges Gepräge gibt.

Bursa copulatrix und Vagina sind von einer ziemlich dünnen, geschmeidigen Chitinlamelle ausgekleidet, das Epithel ist niedrig und, wenn darüber noch eine Muskelschichte liegt, oft kaum zu unterscheiden. Bei frisch geschlüpften Imagines ist die Wandung dieser Gänge sehr stark gefaltet, so daß man das Lumen manchmal kaum zu erkennen vermag, später, nachdem die Gänge bereits in Funktion getreten sind, ist die Faltung viel stärker ausgeglichen. Die Bursa copulatrix stellt einen breiten, aber ganz niederen Gang dar, der besonders in seiner vorderen Hälfte von einer sehr starken Schichte von längsverlaufenden Muskelfasern eingehüllt ist. Dagegen ist gerade der hinterste Abschnitt der Vagina seitlich von mächtiger Längsmuskulatur begleitet. Der weite Eiergang entbehrt ebenso wie die Ovidukte eine Chitinintima. Das ziemlich niedere Epithel ist hinten von einer dünnen Lage von Muskelfasern eingehüllt, die nach vorn zu verschwinden und ventral aus Ring-, dorsal aus Längsfasern besteht. Von der Stelle, wo der Eiergang in die Vagina mündet, nach vorn zu, schwindet auf der Dorsalseite der Vagina ziemlich plötzlich die Muskulatur, das Lumen nimmt wesentlich an Weite zu und von der von einem ganz niederen Epithel abgesonderten Intima der Dorsalseite ragen lange feine, nach abwärts gerichtete Chitinstacheln fast durch das gesamte Lumen der Vagina. Diese Stacheln finden sich dann weiterhin an der ganzen vorderen Dorsalwand der Vagina und haben vermutlich die Aufgabe, das Ei bei der Befruchtung in eine bestimmte Lage zu drücken. An der Ventralseite der Vagina finden sich auch vor der Mündung des Eierganges längsverlaufende Muskelfasern, aber in viel dünnerer Lage als hinten. Dort, wo die Vagina in den Ductus seminalis übergeht, kommt es zu einer ganz eigenartigen Chitinbildung. An der Ventralseite des vordersten Teiles der Vagina treten zwei dicke Drüsenpolster auf, die aus großen blasigen Zellen bestehen und median durch ein mächtiges Längsmuskelbündel, das mit der Muskulatur des darunterliegenden Eierganges in Verbindung steht, getrennt werden. Das Lumen wird etwa Y-förmig und ist lateral und ventral von einer sehr starken braunen Chitinschichte ausgekleidet, während die Dorsalwand weiter ziemlich dünnhäutig bleibt. Die beiden Schenkel des Y liegen fast horizontal auf den Drüsenpolstern auf und in großer Menge münden hier die Drüsenkanälchen aus, während der senkrechte unpaare Teil des Lumens in das mediane Muskelbündel einschneidet (Abb. 43). Nach innen springt das Chitin zahnförmig vor. Offenbar ist diese Rinne für die Weiterleitung des Spermas von Bedeu-

tung. Weiterhin schließt sich der Gang nun zu dem engen, ganz von dickem, braunem Chitin ausgekleideten Ductus seminalis, der zuerst gerade verläuft, dann aber infolge der Stauchung des gesamten Geschlechts-

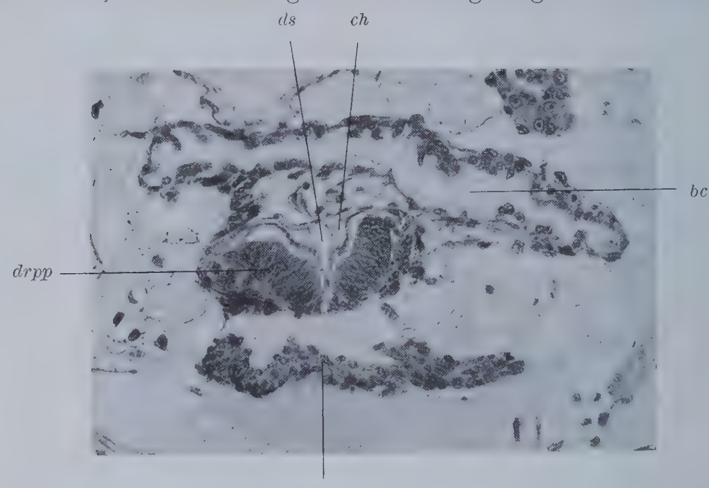


Abb. 43. Querschnitt durch das Abdomen einer eben geschlüpften, weiblichen Imago von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *bc* Bursa copulatrix, *ch* Chitinbildungen im Ductus seminalis, *drpp* Anlage der paarigen Drüsenpolster am Ductus seminalis, *ds* Ductus seminalis, *eig* Eiergang. Vergr. 225×.

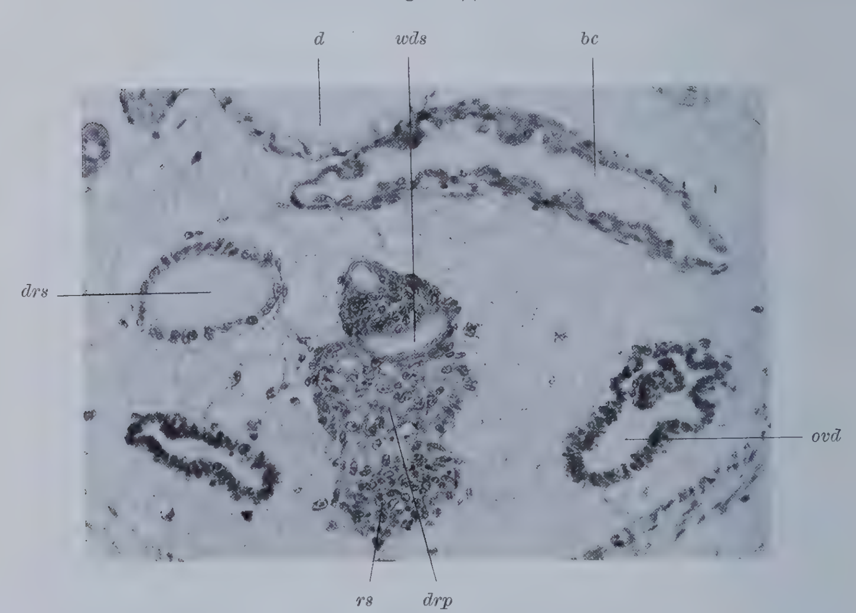


Abb. 44. Querschnitt durch das Abdomen einer eben geschlüpften, weiblichen Imago von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *bc* Bursa copulatrix, *d* Darm, *drp* Anlage des unpaaren Drüsenpolsters des Ductus seminalis, *drs* Anhangsdrüse des Ductus receptaculi, *ovd* Ovidukte, *rs* Wandung des Receptaculum seminis, *wds* Windungen des Ductus seminalis. Vergr. 225×.

apparates in etwa drei enge, gegen den Sinn des Uhrzeigers gerichtete Spiralwindungen gelegt ist (Abb. 44, 45), sich an der rechten Seite des Ductus receptaculi dorsalwärts zieht, von dorsal und hinten durch die dünne Muskulatur des Receptaculum seminis dringt und schließlich ziemlich weit vorn auf der Dorsalseite mündet. Die Spiralwindungen liegen auf einem breiten dicken Drüsenpolster auf, das aus mächtigen Drüsenzellen mit sehr großen Vakuolen besteht, ähnlich den beiden schon besprochenen Drüsenpolstern, mit denen es aber nicht in Verbindung

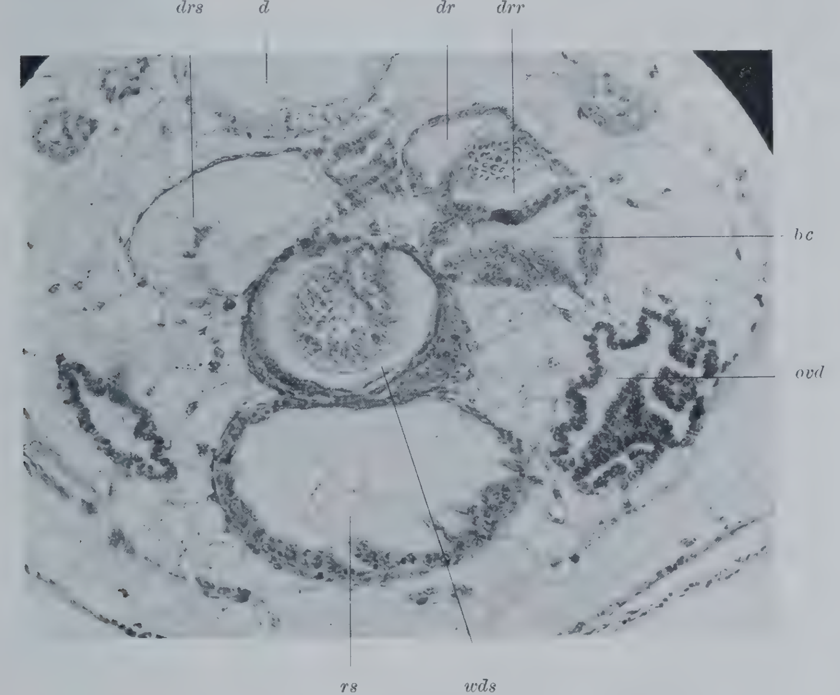


Abb. 45. Querschnitt durch das Abdomen einer eben geschlüpften, weiblichen Imago von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *bc* Bursa copulatrix, *d* Darm, *dr* Ductus receptaculi, *drr* rücklaufender Teil des Ductus receptaculi, *drs* Anhangsdrüse des Ductus receptaculi, *ovd* Ovidukte, in die Eierkelche aufspaltend, *rs* Receptaculum seminis, *wds* Windungen des Ductus seminis. Vergr. 225×.

steht (Abb. 44). Die Windungen des Ductus seminalis und das Drüsenpolster sind von einer einheitlichen, dünnen Längsmuskelschichte umhüllt. An einzelnen Stellen vermochte ich auch die Mündung der Drüsenkanäle, besonders zahlreich in der Nähe der Samenkapsel, durch das dicke Chitin des Ductus seminalis zu beobachten. Diese drei Drüsenpolster dürften wohl ein Sekret erzeugen, das zur leichteren Fortbewegung des Sperma im Ductus seminalis dient.

Die Bursa copulatrix, die auf den Schnitten häufig im Inneren eine Spermatophore birgt, verjüngt sich vorn ziemlich stark, wobei auch die

Stärke der Muskulatur sehr abnimmt, und geht dann in den Ductus receptaculi über, der zuerst ein Stück auf der Dorsalseite der Bursa copulatrix nach hinten verläuft (Abb. 45), sich dann nach vorn umschlägt und schließlich nahe dem Vorderende des Receptaculum seminis vor und links von der Mündung des Ductus seminalis von der Dorsalseite her einmündet. In seinem ganzen Verlaufe fehlen Muskeln, das Epithel ist kaum erkennbar, die Chitinintima sehr dünn. Nur in dem nach hinten laufenden Stück haben Differenzierungen stattgefunden. Die ventrale, der Bursa copulatrix zugewandte Wand dieses rücklaufenden Stückes des Ductus receptaculi ist von einer sehr dicken, etwas geschwungenen Chitinschichte bedeckt, während die Intima dorsal dünn bleibt,, das Epithel aber etwas erhöht ist. Diese Chitinverdickung hat offenbar die Aufgabe, einerseits diese S-förmige Krümmung in ihrer Lage zu erhalten, andererseits zu verhindern, daß das Lumen des Ganges sich ganz zusammenfalten kann oder abgeknickt wird.

In den Ductus receptaculi mündet in der Nähe seiner hinteren Umbiegungsstelle von links und hinten her der schon bei der Puppe beschriebene Blindsack ein, der sich inzwischen zu einer Drüse differenziert hat. Der hintere, blindgeschlossene Teil derselben ist von einem Zylinderepithel aus ziemlich hohen, schlanken Zellen gebildet, deren Kerne auf der dem Lumen abgewandten Seite der Zellen liegen. Ausgekleidet ist diese Partie von einer mäßig feinen Chitinintima, die scharf abgegrenzt und wesentlich deutlicher ist als die des Ductus receptaculi. Auch Drüsenkanälchen sind, wenn auch undeutlich, zu erkennen. Der vordere Teil der Drüse ist jedoch ganz übereinstimmend mit dem Ductus receptaculi aufgebaut aus einem ganz niedrigen Epithel und einer sehr dünnen Intima. Eine Muskulatur fehlt der Drüse vollkommen. Erfüllt sind die Drüse und die anschließenden Teile des Ductus receptaculi von homogenen, mit Eosin rot gefärbten, größeren und kleineren Fettkugeln, ganz entsprechend denen im Fettkörper.

Das Receptaculum seminis selbst stellt eine ziemlich geräumige Blase dar, die von einer dünnen Chitinintima ausgekleidet und außen von einer Lage längs verlaufender Muskelfasern umhüllt ist. Das Epithel besteht, mit Ausnahme der dorsalen Partie, wo es einen ähnlichen Bau zeigt wie das des Ductus receptaculi, aus großen, kubischen bis rechteckigen Zellen mit ziemlich großen Kernen, die eine verschiedene Lage einnehmen können. Auffallend ist aber vor allem, daß das Zellplasma mit Hämatoxylin tief dunkel gefärbt wird und sich von der Farbe der Kerne kaum unterscheidet. Auch Drüsenkanälchen glaube ich stellenweise gefunden zu haben, ich halte dieses Epithel daher für drüsig, zumal bei zahlreichen anderen Insekten die drüsige Natur des Epithels des Receptaculum seminis bereits nachgewiesen worden ist. Außerdem werde ich später auch noch Gründe für meine Ansicht anführen, daß das Epithel des Recepta-

culum seminis immer eine gewisse drüsige Funktion hat. Jedenfalls gewährt das Epithel des Receptaculum seminis von *Hydroporus ferrugineus* Steph. ein vom normalen Bild eines Epithels einer Insektenimago vollkommen abweichendes Bild. Häufig ist das Receptaculum seminis sowie der Ductus seminalis erfüllt von Spermatozoen.

Die Abb. 43—45 stammen von einer eben geschlüpften, noch nicht ausgereiften Imago und zeigen daher noch nicht das typische Bild der Imagines vor allem in histologischer Hinsicht (charakteristische Ausbildung der Drüsenpolster des Ductus seminalis, des Epithels des Receptaculum seminis und der Muskulatur), vielmehr sind noch größtenteils die

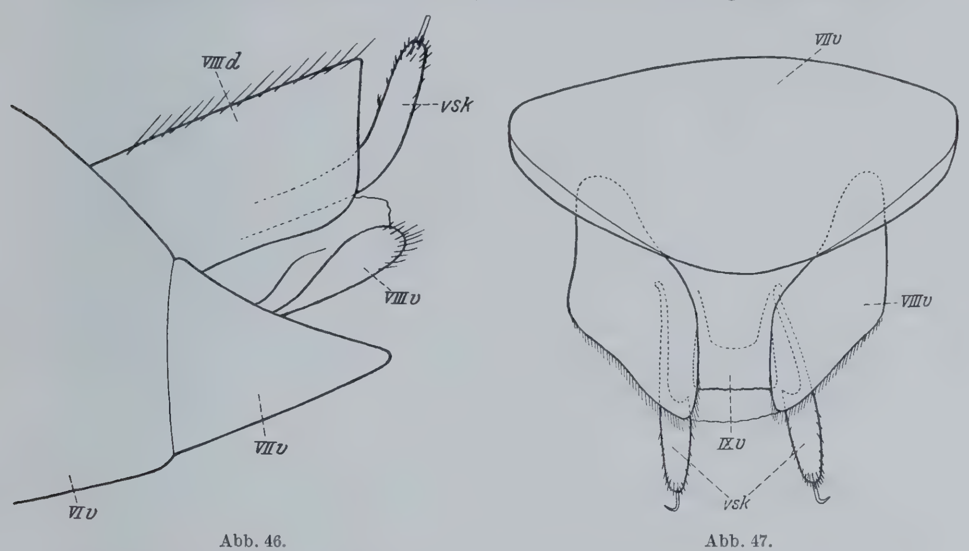


Abb. 46. Abb. 47.

Abb. 46. Seitenansicht des vorgepreßten Abdomenendes einer weiblichen Imago von *Hydroporus ferrugineus* Steph. *VIIId* 8. Tergit, *VIv—VIIIv* 6.—8. Sternit, *vsk* Vulvarsklerite. Vergr. 110×. — Abb. 47. Ventralansicht der letzten Abdominalsegmente einer weiblichen Imago von *Hydroporus ferrugineus* Steph. *VIIv—IXv* 7.—9. Sternit, *vsk* Vulvarsklerite. Vergr. 75×.

Verhältnisse der Puppe erhalten und differenzieren sich offenbar erst im Laufe der Überwinterung bis zum Eintritt der Geschlechtsreife. Die Schnitte durch erhärtete Imagines sind jedoch meist nur teilweise gut erhalten oder, wenn mit Diaphanol vorbehandelt, zu wenig färbbar und daher zur Reproduktion nicht gut geeignet.

Das Abdomen der weiblichen Imago ist äußerlich dem des Männchens vollkommen gleich, so daß ich auf meine diesbezüglichen Angaben in meiner Arbeit über das Männchen verweisen kann (Heberdey 1928). Wie dort wird das Abdomen durch das 7. Segment nach außen abgeschlossen. Durch Druck auf den Thorax des lebenden Tieres kann man jedoch die eingestülpten Segmente am Abdomenende zum Vortreten bringen, wie es etwa bei der Eiablage der Fall sein mag. Die Abb. 46, 47

und 48 sind nach solchen Tieren gezeichnet. Das 8. Tergit zeigt sich dabei als eine kräftig chitinisierte, etwa halbkreisförmige Chitinplatte, die nur median durch einen schmalen Streifen viel dünneren Chitins in zwei Hälften geteilt ist. Offenbar wird durch diese schwächer chitinisierte Partie ein gewisses Auseinanderweichen der beiden Tergithälften ermöglicht, was für die Vorgänge bei der Kopulation und Eiablage sicher von Bedeutung ist. In den beiden äußeren vorderen Ecken liegen die Stigmen des 8. Segmentes. Seitlich krümmen sich die beiden mit Borsten besetzten Hälften des 8. Tergites ziemlich stark nach unten und verbinden sich mit dem 8. Sternit durch eine weiche Chitinhaut. Dieses besteht aus zwei wenig stark chitinisierten Stücken, die median durch einen breiten Zwischenraum getrennt sind. Sie sind an ihrem Hinterrande sowie an der hinteren Partie ihres medianen Randes mit Borsten besetzt, sonst aber unbeborstet. Zwischen diesen beiden Stücken spannt sich eine dünne Chitinmembran aus, die nicht ganz so weit nach hinten reicht als diese und erst etwas weiter vorn mit ihnen verwächst, hinten also etwas schuppenförmig vorspringt. Es ist das der Rest des 9. Sternites. Nach vorn sind die beiden Hälften des 8. Sternites über dem mächtig chitinisierten 7. Sternit in zwei Lappen ausgezogen, die zum Ansatz für die Retraktormuskeln dienen. Über das 8. Segment ragen nach hinten zwei dorsalwärts gebogene Chitinzapfen hinaus, die fein beborstet sind und an ihrer Spitze je eine kräftige Borste tragen, die in der Mitte hakenförmig nach außen gekrümmt ist. Zweifelsohne dienen diese beiden Zapfen als Tastorgane bei der Eiablage. Querschnitte zeigen, daß es sich dabei um die mit einer kräftigen Chitincuticula bedeckten Primitivzapfen handelt. Böving (1912) hat diese Zapfen Vulvarsklerite genannt, ohne freilich ihre vergleichend-morphologische Bedeutung zu erkennen, und mit diesem, allerdings wenig treffenden Ausdruck will ich sie auch weiterhin bezeichnen.

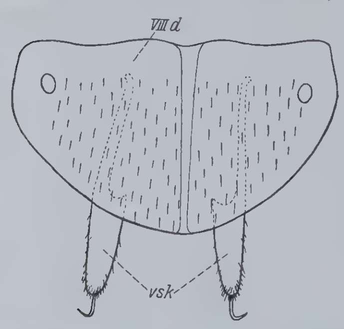


Abb. 48. Dorsalansicht des letzten Abdominalsegmentes einer weiblichen Imago von *Hydroporus ferrugineus* Steph. *VIIId* 8. Tergit, *vsk* Vulvarsklerite. Vergr. 75×.

D. Vergleich der Entwicklung der Geschlechtsausführwege beider Geschlechter.

Ein Vergleich der Entwicklung der Geschlechtsausführwege von *Hydroporus ferrugineus* Steph. in beiden Geschlechtern (für das Männchen siehe Heberdey 1928) zeigt eine auffallende Übereinstimmung der ersten Stadien, so daß es leicht möglich ist, gewisse Teile der Imagines beider Geschlechter zu homologisieren:

1. Die erste Anlage der Geschlechtsausführwege in Form zweier Kanälchen (Primärkanälchen) scheinbar am Hinterrande des 8. (letzten) Sternites der Larve.

2. Die gleiche Entstehung der Genitaltasche.

3. Die Bildung von Primitivzapfen.

4. Das teilweise Umstülpen der Genitaltasche, wodurch die Primitivzapfen an die Oberfläche gerückt werden.

5. Das späte und eigenartige Auftreten des 9. Sternites am Grunde der Genitaltasche knapp vor der Verpuppung, so daß die gesamte Anlage der Geschlechtsausführwege hinter das 9. Sternit verlegt wird.

Wesentliche Besonderheiten des Weibchens zeigen sich in folgenden Punkten:

1. Die beiden Zipfel der Genitaltasche, die von dem Primärkanälchen herrühren, gliedern sich nicht als Anhangsdrüsen ab, sondern werden in die Genitaltasche eingeschmolzen.

2. Es tritt am 8. Segment ein Längsspalt auf, der die Genitaltasche in ihrer gesamten Länge mit der Außenwelt in Verbindung setzt und sich nach vorn als tiefe Rinne bis zum Vorderrand des 8. Sternites fortsetzt.

3. Die Primitivzapfen spalten sich nicht in Penis- und Parameren-zapfen.

4. Während der Ductus ejaculatorius sich von der Genitaltasche aus einsenkt und nur durch sie mit der Außenwelt in Verbindung steht, entwickelt sich im weiblichen Geschlecht eine zweite und dritte Anlage am 8. und 7. Sternit.

IV. Die Literatur über die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsausführwege der Insekten.

Während der männliche Geschlechtsapparat, insbesondere die in seinem Dienste stehenden Differenzierungen in seinem Mündungsbereiche (Penis und Parameren) infolge ihrer hohen Bedeutung für die Systematik schon lange ein bevorzugtes Untersuchungsobjekt darstellten und auch ihre gleichartige ontogenetische Entwicklung in den verschiedenen Insektenordnungen durch eine Reihe von Arbeiten festgestellt worden ist, liegen unsere Kenntnisse besonders der Ontogenie des weiblichen Geschlechtsapparates, der infolge seiner schwierigen Untersuchungsmöglichkeit, da er nicht so kräftig chitinisiert ist, für die Systematik von geringerer Bedeutung ist, noch sehr im Argen. Es sind nur wenige eingehendere Arbeiten vorhanden, die kaum aufeinander Bezug nehmen und deren Ergebnisse zum Teil nur schwer miteinander in Beziehung zu bringen sind.

A. Coleoptera.

Eine ausführliche Bearbeitung der Entwicklung der weiblichen Geschlechtsausführwege und ihrer Differenzierungen im Bereiche der Mündung derselben bei den *Coleoptera* hat bis jetzt nur Pruthi (1924) durchgeführt. Er untersuchte *Tenebrio molitor* L. und vermag ebenfalls unzweideutig festzustellen, daß die Anlage der Geschlechtsöffnung sich hinter dem 9. Sternit entwickelt. In diesem Bereich findet er an der erwachsenen Larve und an der Puppe ein Paar von zapfen-

artigen Genitalanhängen, die er als Gonapophysen zu deuten sucht, was schon deshalb unmöglich ist, da sie hinter dem wohl entwickelten 9. Sternit liegen, was bei den Gonapophysen nie der Fall ist. Aber auch der Versuch, sie mit den Primitivzapfen von *Hydroporus* zu homologisieren, was auf den ersten Blick sehr verlockend erscheint, ist nicht möglich, da die beiden Zapfen, wie die Abbildungen von Querschnitten zeigen, nicht in der Genitalanlage gelegen sind, sondern diese vielmehr zwischen sich einschließen. Es sind vermutlich die Anlagen der Styli, die am Hinterrande des 9. Sternites gelegen sind und zapfenförmige Gestalt haben, oder aber es handelt sich um das terminal gespaltene 9. Sternit, an dem sich erst später die Styli differenzieren. Eine Entscheidung darüber läßt sich nach den Angaben von PRUTHI (1924) nicht machen. Für die zweite Annahme spricht, daß die beiden Zapfen basal ohne Abgliederung verschmelzen und dabei die Anlage der Geschlechtsöffnung umfassen.

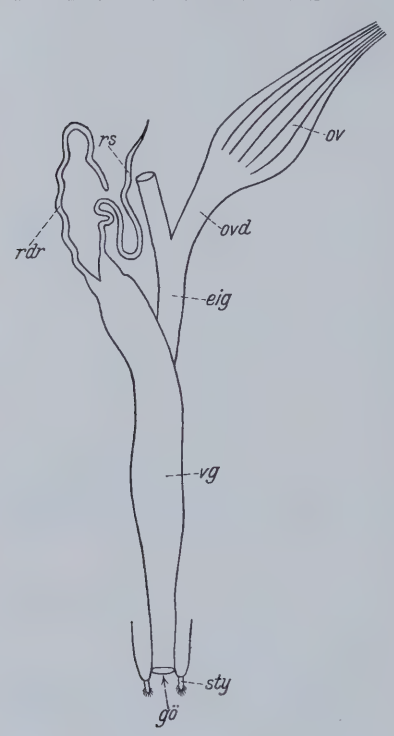


Abb. 49. Weiblicher Geschlechtsapparat von *Tenebrio molitor* L. nach PRUTHI (1924). *eig* Eiergang, *gö* Geschlechtsöffnung, *ov* Ovar, *ovd* Ovidukte, *rdr* Receptaculardrüse, *rs* Receptaculum seminis, *sty* Styli, *vg* Vagina.

Sehr auffallend sind dagegen seine Befunde hinsichtlich der Differenzierung der Ausführungsgänge. Er beobachtet hinter dem 9. Sternit eine Einstülpung, die er als Anlage der Spermatheka betrachtet. Ferner eine zweite gangförmige Anlage am 8. Sternit, über deren Entstehung er keine Angaben macht und die zuerst unabhängig von der Einstülpung am 9. Sternit hinter dem 8. Sternit ausmündet und die er als Anlage des Uterus bezeichnet. Später soll sich der hintere Teil dieses Ganges ventral an die Anlage der Spermatheka legen und durch Resorbtion der trennenden Wand ein einheitliches Lumen entstehen, während die Verbindung mit der Außenwelt verloren geht. Den Abschnitt, wo Uterus und Spermathekaanlage verschmolzen sind, nennt er erweiterten Uterus, den Abschnitt, wo die Uterusanlage selbständig bleibt, bezeichnet er schlechthin als Uterus (Abb. 49). Dieses Stück entspricht offenbar dem Eiergang, während der erweiterte Uterus die Vagina darstellt. Die sogenannte Spermathekaanlage möchte ich als Genitaltasche deuten, die nach vorn bis gegen den Vorderrand des 8. Sternites vorwächst und an ihrem Vorderende das Receptaculum seminis mit der Receptaculardrüse hervorgehen läßt, wenn diese sich nicht doch, wie bei allen anderen Insekten, aus der Anlage der Vagina differenzieren. Nach der Verschmelzung mit der Anlage des 8. Segmentes ist sie als solche nicht mehr zu unterscheiden und bildet die Dorsalwand der Vagina, während die Ventralwand aus der Anlage des 8. Segmentes hervorgegangen ist. Diese, die sich vermutlich in Form einer Längsrinne bildet, ist der Längsrinne am 8. Sternit bei *Hydroporus* homolog. Eine Anlage am 7. Sternit hat PRUTHI nicht beobachtet. Es ist aber sehr leicht möglich, daß er sie nur nicht als solche erkannt hat, da er lediglich ältere Larven untersuchte, wo sie

bereits mit der Anlage am 8. Sternit verschmolzen ist. Ich halte es daher für sehr wahrscheinlich, daß der Eiergang (der vordere Teil des Uterus nach Pruthi), zumal er zum Teil wenigstens im 7. Segment gelegen ist, in der Hauptsache gar nicht aus der Anlage des 8. Segmentes entstanden ist, sondern wie bei *Hydroporus* aus einer Anlage am 7. Sternit. Die Angabe, daß der Eiergang sich im Laufe der Entwicklung an seinem Vorderende spalte, beruht dann wohl auf dem Übersehen der paarigen Bläschen der Anlage am 7. Sternit. Aus der Anlage des 8. Sternites entstünde dann im wesentlichen nur die ventrale und laterale Begrenzung der Vagina.

Als einziger wesentlicher Unterschied der Entwicklung der Geschlechtsausführwege bei *Hydroporus* und *Tenebrio* bliebe dann nur, daß bei diesem die Anlagen des 8. und 9. Segmentes längere Zeit getrennt bleiben, während sie bei jenem, der in dieser Hinsicht als der abgeleitetere Typus zu gelten hat, infolge des Fehlens eines 9. Sternites bei der Larve, das die beiden Anlagen bei *Tenebrio* trennt, von allem Anfang an in enger Verbindung stehen.

Eine zweite Arbeit, die sich mit der Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates der Käfer, wenn auch nur bei der Puppe, beschäftigt, ist die von Blunk (1922) an *Cybister*. In beiden Geschlechtern findet er an der jungen Puppe bei der Ansicht von der Ventralseite hinter dem in der Mitte ausgerandeten 8. Sternit[1] ein Zapfenpaar, das an der Basis verwachsen ist. Ein 9. Sternit zeichnet er in diesem Stadium nicht, ob es tatsächlich äußerlich nicht zu sehen ist, kann ich nicht entscheiden, bezweifle es aber. Bei etwas älteren Puppen, bei denen sich hinsichtlich der Zapfen nichts geändert hat, zeichnet er für beide Geschlechter auch ein hinten gerundetes 9. Sternit, das die Zapfen von der Ventralseite verdeckt. Aus dem Zapfenpaar der männlichen Puppe entstehen nach Blunck die Parameren, aus denen der weiblichen Puppe soll der Legesäbel sich entwickeln und folgerichtig homologisiert er auch die beiden Organe. Die Behauptung aber, daß aus dem Zapfenpaar des Weibchens, das wir als Primitivzapfenpaar bezeichnen müssen, der Legesäbel sich entwickle, ist vollkommen falsch und nur daraus zu verstehen, daß der erste Anblick der beiden parallel eng aneinander liegenden Zapfen große Ähnlichkeit mit einem noch ganz unentwickelten Legesäbel hat. Der Beweis für die Unrichtigkeit dieser Homologie läßt sich aus Bluncks Arbeit selbst ableiten. Wenn nämlich diese Behauptung zu Recht bestünde, dann haben wir ein überzähliges Sternit beim Weibchen, denn bei den weiblichen Imagines von *Cybister* und *Dytiscus* folgt auf das 8. Segment nur mehr der Legesäbel, während nach Bluncks Zeichnung und Deutung zwischen das 8. Segment und den Legesäbel noch das die beiden Zapfen verdeckende 9. Sternit eingeschoben ist, das er aber in seinen weiteren Ausführungen mit keinem Worte mehr erwähnt. Dieses überzählige Sternit beweist, das Bluncks Deutung falsch sein muß und nur auf einer äußerlichen Ähnlichkeit zwischen Primitivzapfen und Legesäbel beruht. Vielmehr differenziert sich der Legesäbel aus dem 9. Sternit, auf die Details dieser Bildung werde ich in einem späteren Kapitel zu sprechen kommen, während sich aus den Primitivzapfen wie bei *Hydroporus* die Vulvarsklerite entwickeln. Wenn das 9. Sternit zuerst tatsächlich in so einheitlicher, hinten abgerundeter Form auftritt, wie Blunck dies zeichnet, so muß doch später, wie bei allen *Coleoptera*, die Längsspaltung auftreten, die bei *Cybister* und *Dytiscus* zur Bildung der beiden Hälften des Legesäbels führt. Ferner ist die Angabe Bluncks, daß die weibliche Geschlechtsöffnung bei *Cybister* zwischen dem 8. und 9. Ster-

---

[1] Blunck zählt mit Berlese (1909) ein hypothetisches, bei sämtlichen Käfern ausgefallenes erstes Segment mit, so daß seine Segmentzahlen um eins gegenüber meinen zu hoch sind. Ich führe hier die reduzierten Segmentzahlen an.

nit liege, wie eine einfache Betrachtung des Legesäbels zeigt, falsch und wohl durch das Streben, eine Übereinstimmung mit anderen Insektenordnungen herbeizuführen, veranlaßt.

B. Diptera.

Brüel (1897) untersuchte *Calliphora erythrocephala* Meig. und findet in der jungen Larve nach der 2. Häutung in der Mediane der hinteren Hälfte des 8. Sternites ein einer Imaginalscheibe sehr ähnliches Bläschen, das anfangs keinerlei Verbindung mit der Körperoberfläche zeigt, sicherlich aber nur eine Abschnürung der Hypodermis darstellt und das er im Gegensatz zu den beiden Lateralscheiben, die offenbar keine Bedeutung für die Entwicklung des Geschlechtsapparates haben, Medianscheibe nennt. Später öffnet sich diese wieder nach außen, so daß ihr hinterer Teil jetzt eine Grube darstellt. Dieser Teil wird dadurch, daß die beiden Falten, die die Grube seitlich begrenzen, wieder miteinander verwachsen, zum Uterus, der lediglich den vorderen Abschnitt der Vagina darstellt, während der davorgelegene Teil der Anlage den Eiergang bildet. Der hintere Abschnitt der Vagina entsteht dadurch, daß von der Grube eine Rinne bis zum Hinterrande des 8. Sternites einschneidet, die sich dann zu einem Rohr schließt, das in der Intersegmentalfalte hinter dem 8. Sternit (von Brüel als Vulva bezeichnet) mündet. Aus zwei Zipfeln am Vorderende des Eierganges, die ohne Verbindung mit den Genitalsträngen bis an die Ovarien vorwachsen, entwickeln sich die Ovidukte, die hier also rein ektodermalen Ursprungs sind. Die Genitalstränge gehen zugrunde. Die Receptacula seminis und die Anhangsdrüsen differenzieren sich als Ausstülpungen der Dorsalwand im mittleren Abschnitt der Vagina, wobei die Receptacula seminis als einheitliche Anlage entstehen, die sich erst später in drei Teile spaltet. Daß bei der Bildung der Vagina die Lateralscheiben eine wesentliche Rolle spielen, wie Brüel vermutet, glaube ich nach seiner Beschreibung nicht. Die Verschiebung der Mündung des Eierganges auf die Dorsalwand der Vagina geschieht durch eine Faltenbildung am Grunde derselben. Die Mündungsfalte der Receptacula seminis und der Anhangsdrüsen sowie der Begattungshügel entwickeln sich ebenfalls als Differenzierungen der Dorsalwand der Vagina.

Die zweite Untersuchung wurde von Koch (1929) an *Psychoda alternata* Say ausgeführt. Bei der jungen Larve setzen sich die Genitalstränge an den Hinterrand des 7. Sternites an. Hier ist die Hypodermis etwas verdickt und stülpt sich später zu einer breiten Tasche ein. Dicht dahinter vertieft sich die Anlage der Anhangsdrüse. Zur Ausbildung eines 8. Segmentes kommt es bei der Larve nicht, knapp hinter der Anlage der Geschlechtsausführwege liegt der Anus. Die weiteren Angaben über die Entwicklung der Geschlechtsausführwege bei Puppe und Imago sind nur gering und beschränken sich lediglich auf die Beschreibung der Entstehung der sogenannten Chitinkugel, die sich als eine Differenzierung des mittleren Abschnittes der Vagina (unpaarer Ovidukt nach Koch) herausstellt, sowie auf das Auftreten des Lumens in den paarigen Ovidukten. Die den Genitalsträngen noch völlig fehlenden Kerne sollen aus der ektodermalen Anlage einwandern, so daß auch hier die paarigen Ovidukte teilweise ektodermalen Ursprungs wären. Nach dieser Beschreibung wäre anzunehmen, daß die Geschlechtsöffnung wie bei der Larve hinter dem 7. Sternit liege. Das ist aber, wie ein Vergleich der Abb. 20 und 23 in Kochs Arbeit zeigt, nicht der Fall. Vielmehr mündet in der Puppe, bei der mehr als sieben Abdominalsegmente entwickelt sind, der Geschlechtsapparat in die als Vulva bezeichnete Intersegmentalfalte hinter dem 8. Sternit. Über die Differenzierung des im 8. Segment gelegenen Teiles der Vagina finden sich keinerlei Angaben. Man kann wohl vermuten, daß er entsprechend der Bildung bei anderen Insekten als eine sich zu einem Rohre schließende Rinne entsteht. Auch die Mündung der Anhangsdrüse ist gleichzeitig nach

hinten gerückt und liegt nun auf der Dorsalseite der Vagina nahe ihrer Mündung. Receptacula seminis fehlen vollkommen.

Bei den *Diptera* liegt infolge des Fehlens einer Anlage am 9. Sternit die weibliche Geschlechtsöffnung um ein Segment weiter vorn als bei den *Coleoptera*. Die Zahl der Anlagen, die an der Bildung der Geschlechtsausführwege teilnimmt, ist nach den Angaben verschieden. Bei *Psychoda* liegt die am besten ausgebildete Anlage im 7. Segment, am 8. Sternit entwickelt sich nach seinem Auftreten in der Puppe nur eine Verlängerung der Geschlechtsausführwege, die Vagina. Bei *Calliphora*, wo das 8. Segment von Anfang an wohl entwickelt ist, tritt die Hauptanlage in diesem auf, eine Anlage am 7. Sternit wird nicht angegeben, sie dürfte aber doch vorhanden sein, nur sehr klein bleiben und daher übersehen worden sein. Die paarigen Zipfel am Vorderende des Eierganges bei *Calliphora* entsprechen vielleicht den beiden Bläschen der Anlage des 7. Segmentes. Die Verhältnisse bei *Calliphora* sind sicherlich die primären, während die Verschiebung des Hauptgewichtes auf die Anlage des 7. Sternites wohl sekundär hervorgerufen ist durch die starke Reduktion des Abdomens der Larve von *Psychoda alternata* Say. Irgendwelche den Primitivzapfen entsprechende Bildungen fehlen. Receptacula seminis, wenn vorhanden, und Anhangsdrüsen entstehen als Ausstülpungen der Vagina, auch bei *Psychoda*, wo jene Partie, aus der sich die Anhangsdrüse entwickelt, später in die Vagina einbezogen wird. Die paarigen Ovidukte entstehen ganz oder doch zum Teil aus dem Ektoderm in Form zweier Zipfel am Vorderende des unpaaren ektodermalen Abschnittes.

C. Hymenoptera.

Über die Entwicklung der Geschlechtsausführgänge der *Hymenoptera* sind wir noch sehr ungenügend orientiert. Die älteste Arbeit ist die von Ganin (1869). Nach ihm entwickelt sich bei *Platygaster* und anderen *Chalcididae* der gesamte ausleitende Apparat aus den in die Länge wachsenden Genitalsträngen. Das Receptaculum seminis und die Schmierdrüsen (Giftapparat) differenzieren sich als Ausstülpungen des Eileiters (Vagina). Wohl beschreibt er einen Geschlechtshügel zwischen den Anlagen der Gonapophysen, also am Hinterrande des 8. Segmentes, der der Anlage der Vagina entsprechen dürfte, doch er erkennt seine Bedeutung nicht und behauptet, daß er bei der weiteren Entwicklung wieder zugrunde gehe.

Kulagin (1898) untersuchte besonders *Microgaster glomeratus* L. Nach ihm bilden sich am 8. Sternit zwei röhrenförmige Einstülpungen (Primärkanälchen), die sich schließlich mit den Gonaden verbinden und zu den Ovidukten werden. Später entsteht zwischen diesen beiden Röhrchen eine unpaare Einstülpung, die Anlage der Vagina, in deren Vorderende die beiden Ovidukte einmünden. Demnach würden die gesamten Ovidukte ektodermaler Natur sein. Über die Zwischenschaltung einer Anlage im 7. Segment wird nichts angegeben.

Eine ausführlichere Untersuchung hat Tiegs (1922) geliefert, der *Nasonia*, aus der Familie der *Chalcididae*, studierte. Leider ist seine Arbeit so fehlerhaft, daß es große Schwierigkeiten macht, den richtigen Sachverhalt festzustellen. Charakteristisch ist es schon, daß Tiegs die gesamte Spezialliteratur seit 1900, soweit sie sich auf den Geschlechtsapparat bezieht, mit Ausnahme zweier amerikanischer Arbeiten unberücksichtigt läßt. Nach ihm entsteht die Vagina aus einer Einstülpung zwischen dem 1. und 2. Gonapophysenpaar, das wäre, da er das erste Paar am 7. Sternit entstehen läßt, in der Intersegmentalfalte zwischen 7. und 8. Sternit. Da aber jetzt durch eine große Anzahl von Forschern mit Sicherheit nachgewiesen ist, daß das erste Gonapophysenpaar immer am 8. Sternit, das zweite und dritte am 9. Sternit gelegen ist, muß die Segmentzählung Tiegs' eine falsche sein und die Anlage der Vagina liegt auch hier in der Intersegmentalfalte

zwischen 8. und 9. Sternit. Die Anlage vergrößert sich und verschmilzt vorn mit den Ovidukten, die sich aus den Genitalsträngen entwickeln. Am vorderen[1] Ende der Vagina treten zwei Ausstülpungen auf, die zu verschieden langen Schläuchen auswachsen. Der eine von ihnen hat an seinem Ende eine blasenartige Anschwellung. TIEGS nennt die beiden Schläuche accessorische Drüsen und hält sie für Schmier- oder Öldrüsen. Zweifellos stellen sie aber den Komplex des Receptaculum seminis mit der Receptaculardrüse dar, zumal TIEGS ein solches weder beschreibt noch in seinem Gesamtbild der Geschlechtsausführwege abbildet. Ferner entwickelt sich nahe der Mündung der Vagina jederseits dorsal eine Drüse, die er ebenfalls als Schmierdrüse deutet und die sich dann bei der Imago gemeinsam auf der Dorsalseite der Vagina knapp vor ihrer Mündung öffnen. Ohne Zweifel stellen diese den Drüsenkomplex dar, der bei anderen *Hymenoptera* unter dem Sammelnamen des „Giftapparates" zusammengefaßt wird.

Schließlich untersuchte noch DEWITZ (1877) die Entwicklung des Stech- und Giftapparates der Arbeiterin von *Formica rufa* L. Die Anlagen der Gonapophysen des 9. Segmentes sind hier zu einer einzigen großen Anlage verschmolzen. In ihrem vordersten Teile entwickeln sich zwei Kanälchen (Primärkanälchen), die nach innen vorwachsen, sich zuerst nach hinten wenden, am Ende aber wieder nach vorn umgeschlagen sind. Aus ihnen entstehen durch Verschmelzung die Giftblase und die Giftdrüse. Durch Knospung an der Giftblase entwickelt sich ebenfalls aus paarigen Anlagen, die teilweise verschmelzen, die Drüse, die unterhalb der Giftblase liegt und meist als alkalische Drüse bezeichnet wird. Es ist schwer zu entscheiden, welchem Segment diese Anlage angehört. Da die weibliche Geschlechtsöffnung hinter dem 8. Sternit liegt, ist man versucht anzunehmen, daß die Anlage des Giftapparates diesem Segment angehöre, zumal DEWITZ sonst nur noch am 7. Sternit eine Anlage beschreibt. Umgekehrt ist hervorzuheben, daß die Anhangsdrüsen, wie die vergleichende Morphologie zeigt, scheinbar immer am 9. Sternit ausmünden (*Blattaeformia*, *Lepidoptera* usw.), und tatsächlich liegt auch ontogenetisch, soweit bekannt, ihre Anlage sonst immer am 9. Sternit (*Lepidoptera*). Wenn dies, wie ich glaube, auch bei den *Hymenoptera* der Fall ist, dann wäre die Anlage am 8. Sternit von DEWITZ übersehen worden, bzw. es kommt vielleicht gar nicht zur Ausbildung einer echten Anlage, sondern die Vagina entsteht, wie auch sonst des öfteren, einfach durch eine rinnenförmige Einsenkung der Hypodermis. Die Anlage am Hinterrande des 7. Sternites besteht aus einem Paar von Bläschen, an die sich die Genitalstränge ansetzen. Diese Bläschen rücken später dichter aneinander, verschmelzen zum Teil und es kommt dadurch, außerdem auch durch Einsenkung der Hypodermis, zur Anlage eines unpaaren Eierganges, von DEWITZ Uterus genannt, dessen Mündung hinter dem 7. Segment gelegen sein soll. DEWITZ spricht sich darüber jedoch sehr wenig entschieden aus, und da die weibliche Geschlechtsöffnung der *Hymenoptera* immer hinter dem 8. Segment gelegen ist, nehme ich an, daß er sich in der Lage der Geschlechtsöffnung geirrt hat und daß ihm die Entstehung der Vagina im 8. Segment entgangen ist.

Wenn man die noch sehr lückenhaften Resultate dieser vier Arbeiten zusammenfaßt, ergibt sich, daß bei den *Hymenoptera* Anlagen im 7., 8. und höchstwahrscheinlich auch im 9. Segment nachgewiesen sind. Aus den beiden ersten entwickeln sich die eigentlichen Geschlechtsausführgänge, während aus der Anlage des 9. Segmentes der Giftapparat entsteht. Das Receptaculum seminis ist

---

[1] TIEGS bezeichnet als „hinten" das blinde rostralwärts gerichtete Ende der Vagina und entsprechend als „vorn" den caudalgerichteten Mündungsbereich, eine sehr irreführende Bezeichnung, der ich oben natürlich nicht folgte.

eine Ausstülpung der Vagina, die Ovidukte entwickeln sich zum Teil aus dem Ektoderm, nur bei *Nasonia* sollen sie ganz mesodermal sein.

D. Hemiptera.

Die *Hemiptera* wurden von WITLACZIL (1884) untersucht, und zwar dienten ihm als Objekt die *Aphidae*. Bei den oviparen Weibchen entwickelt sich die Vagina und der Eiergang (?) aus einer ventralen Hypodermiseinstülpung knapp vor der Mündung des Enddarmes. Die Eileiter entstehen durch Verwachsung der Endteile der Ovarialröhren, sind also jedenfalls mesodermaler Herkunft. Receptaculum seminis und Anhangsdrüsen entstehen als Ausstülpungen der Vagina. Bei den viviparen Weibchen verläuft die Entwicklung genau so, nur fehlen sämtliche Anhangsorgane der Vagina. Aus der Lage der Geschlechtsöffnung bei der Imago kann man vermuten, daß die Anlage der Vagina am 8. Sternit stattfindet.

E. Thysanoptera.

JORDAN (1888) macht eine kurze Angabe, wonach die Anlage der Vagina sich in Form einer Tasche zwischen dem 8. und 9. Sternit einstülpt.

F. Blattaeformia.

1. Mallophaga.

Unter den *Blattaeformia* sind am eingehendsten die *Mallophaga* durch STRINDBERG (1916) studiert. Er untersuchte die Entwicklung der Geschlechtsausführgänge an *Gyropus*. Danach bildet sich am 8. Sternit nahe seinem Vorderrande eine unpaare Einstülpung. Ob der vor der Einstülpung gelegene Teil des 8. Sternites wirklich zu diesem gehört, halte ich noch für sehr zweifelhaft, da bei den *Blattaeformia*, wie ich in einem späteren Kapitel zeigen werde, die weibliche Geschlechtsöffnung immer zwischen dem 7. und 8. Sternit gelegen ist. An das Vorderende dieser Einstülpung, die demnach höchstwahrscheinlich die Anlage des 7. Segmentes darstellt und aus sich den Eiergang hervorgehen läßt, der bei den *Mallophaga* fälschlich als Vagina bezeichnet wird, setzt sich der unpaare Abschnitt der Ovidukte, irrtümlich, wie auch die Entstehung zeigt, als Eiergang bezeichnet, als ein Strang ohne Lumen an, während sich an der Dorsalseite nahe dem Vorderende eine Einstülpung entwickelt, die Anlage der sogenannten Anhangsdrüse, die in Wahrheit ein primitiv gebautes Receptaculum seminis darstellt. Die weitere Differenzierung besteht lediglich darin, daß durch ein caudal gerichtetes Vorwachsen des 7. Sternites eine neue, sekundäre Geschlechtsöffnung entsteht, die zwischen dem 7. und 10. Sternit gelegen ist und in den Genitalraum führt. Entgegen STRINDBERG, der darin eine Verschiebung der Geschlechtsöffnung sieht, halte ich diese Mündung für eine Neubildung, die in einen Raum führt, der keineswegs einem Teil der ursprünglichen Anlage der Geschlechtsausführgänge entspricht, da er dorsal von zwei, wenn auch nicht mehr typisch entwickelten Sterniten, dem 8. und 9., also Elementen der ursprünglichen Körperoberfläche, begrenzt wird. Die primäre Geschlechtsöffnung ist sehr in die Länge gezogen und als solche nicht mehr zu erkennen, sie verläuft vom Vorderrande des 8. Sternites zum Hinterrande des 7.

NUSBAUM (1882) studierte die Entwicklung der Geschlechtsausführwege bei *Lipeurus*. Am 4. Sternit sollen sich zwei Hautverdickungen bilden, die im Laufe der Entwicklung sich nähern und aus sich einen unpaaren Körper hervorgehen lassen. Im vorderen Teile dieses Körpers entsteht ein Paar von Höhlungen, die untereinander nicht verbunden sind. Der mittlere und hintere Teil bleibt zunächst solid. Später entwickelt sich auch hier ein Lumen, das mit den vorderen

Höhlungen in keinerlei Verbindung steht. Dann treten daran zwei Paare von Auswüchsen auf, ein vorderes und ein hinteres. Diese verschmelzen später paarweise, aus dem vorderen entsteht das Receptaculum seminis, aus dem hinteren eine unpaare Anhangsdrüse. Dann wird die Trennungswand der vorderen Höhlungen aufgelöst und es entsteht dadurch der unpaare, sogenannte Uterus, der sich bald auch mit dem hinteren Lumen, der die sogenannte Vagina darstellt, verbindet. Wenn man annimmt, daß der Geschlechtsapparat von *Lipeurus* mit dem der übrigen *Blattaeformia* übereinstimmt und man daher die Lage der Geschlechtsöffnung, die bis jetzt noch nicht einwandfrei festgestellt ist, hinter dem 7. Sternit annehmen darf, dann ließe sich folgende Deutung ziemlich zwanglos mit den zum Teil sicher falschen Angaben von Nusbaum vereinigen: Die vorderen paarigen Lumina stellen die Primärkanälchen der Anlage am 7. Sternit dar und lassen aus sich den Eiergang, von Nusbaum fälschlich als Uterus bezeichnet, durch Verschmelzung hervorgehen, während das hintere unpaare Lumen, als Vagina bezeichnet, gar nicht mehr dem eigentlichen Geschlechtsausführgang angehört, sondern den Genitalraum darstellt. Wie bei den übrigen *Blattaeformia* entwickelt sich an diesem, nicht an einem Abschnitt der Geschlechtsausführwege das Receptaculum seminis und die Anhangsdrüse.

2. Blattariae.

Heymons (1892) untersuchte *Phyllodromia germanica* L. Obwohl sein Hauptaugenmerk auf die Embryonalentwicklung gerichtet war, macht er doch einige Bemerkungen über die postembryonale Entwicklung der Geschlechtsausführwege. Die sogenannte Vagina, richtig der Eiergang, entwickelt sich hinter dem 7. Sternit in Form einer Hypodermiseinstülpung, an deren Vorderende sich die Ovidukte, die sich aus den Genitalsträngen differenzieren, ansetzen. Ebenso wie bei den *Mallophaga* entsteht auch hier ein Genitalraum, von Heymons Genitaltasche genannt, indem das 8. und 9. Sternit in das Körperinnere rücken und vom 7. Sternit verdeckt werden. Angaben über die Bildung des Receptaculum seminis und der Anhangsdrüsen macht Heymons nicht.

G. Dermaptera.

Bei *Forficula* entsteht nach Heymons (1895b) die ektodermale Anlage der Geschlechtsausführwege auch beim Weibchen am Hinterrande des 9. Sternites und die Ovidukte differenzieren sich aus den dort ansetzenden Genitalsträngen.

Über einen großen Teil der niedriger stehenden *Pterygogenea* (*Ephemeroidea, Libelluloidea, Orthoptera* usw.) fehlen leider noch jegliche Angaben über die Entwicklung des Geschlechtsapparates.

H. Apterygogenea.

Thysanura.

Heymons (1897a) untersuchte *Lepisma saccharina* L. Die Ovidukte entstehen aus den Genitalsträngen, die Anlage der Vagina entwickelt sich am 8. Sternit, ihr vorderster Abschnitt, vor der Einmündung der Ovidukte, dient als Receptaculum seminis. Ektodermaler Herkunft sind auch die Anhangsdrüsen.

I. Lepidoptera.

Wegen der besonderen Verhältnisse, die bei den *Lepidoptera* herrschen, bespreche ich diese Ordnung am Schlusse. Sie wurden von Jackson (1889 a, b) und Verson u. Bisson (1896b) untersucht. Jackson studierte erwachsene Larven, vor

allem aber die Puppen verschiedener *Lepidoptera*. Er findet als Anlagen der Geschlechtsausführwege je einen runden Körper am Hinterrande des 8. und am 9. Sternit, beide durch eine Längsfurche mehr minder deutlich in zwei Hälften geteilt. Im Querschnitt stellt sich die Anlage am 8. Sternit als eine Grube dar, die in ihrer ganzen Länge breit mit der Außenwelt in Verbindung steht. Die weitere Entwicklung dieser Anlage ist folgende: Es treten in der Grube zwei seitliche Längsfalten auf, die nach innen vorspringen und das Lumen in eine dorsale und eine ventrale Partie teilen. Dann wächst der dorsale Abschnitt der Anlage bedeutend in die Länge, wobei die letzten Andeutungen der ursprünglichen Paarigkeit verloren gehen. Der vordere Teil des dorsalen Lumens differenziert sich zur Bursa copulatrix, der hintere zum Receptaculum seminis. Dorsales und ventrales Lumen stehen bald nur mehr in der Mitte miteinander in Verbindung, da die seitlichen Falten vorn und hinten median verwachsen und eine Scheidewand bilden. Das ventrale Lumen sondert sich ebenfalls stärker von der Außenwelt ab und stellt die Anlage des mittleren Teiles der Vagina dar. Der vordere und hintere Teil derselben entsteht durch je eine rinnenförmige Einsenkung der Hypodermis, die sich bald zu einem Rohr mit zwei Öffnungen schließt. Die vordere Öffnung, die künftige Bursamündung, ist die Einstülpungsöffnung der vorderen Anlage am Hinterrande des 8. Sternites, die hintere Öffnung, die künftige Vaginamündung, liegt am Hinterende der Vagina am 9. Sternit knapp vor der Mündung der hinteren Anlage. Das Vorderende der Vagina ist blind geschlossen, noch nicht in Verbindung mit den sich aus den Genitalsträngen differenzierenden Ovidukten. Dies tritt erst spät ein. Dadurch nun, daß die Vagina von der Hypodermis ab in die Tiefe rückt, wird ihre Verbindung mit der vorderen Geschlechtsöffnung zu einem Gange, der sich später von der Vagina absondert, mit der Bursa copulatrix in Verbindung tritt und zum Ductus bursae wird. Die Bursa copulatrix rückt auf die linke Seite und ist durch ihren scharf abgesetzten Stiel, der zum Ductus seminalis wird, jedoch nicht direkt in die Bursa copulatrix, sondern etwa in die Mitte des Ductus bursae mündet, mit der Vagina verbunden. Wie im einzelnen diese Bildung vonstatten geht, gibt Jackson nicht an. Das Receptaculum seminis differenziert sich schließlich in Stiel, Samenkapsel und Anhangsdrüse. Aus der hinteren paarigen Anlage entwickeln sich die Anhangsdrüsen, zwei lange Schläuche, die zuerst mit einem gemeinsamen Endabschnitt am 9. Sternit nach außen münden. Ob dieser unpaare Teil durch Verschmelzung entstanden ist oder durch eine mediane unpaare Einsenkung, wird nicht angegeben. Dadurch, daß die Vagina nach hinten immer weiter wächst bis knapp vor die Analöffnung, wird die Mündung der Anhangsdrüsen in die Vagina einbezogen und sie münden schließlich von vorne her in den Endabschnitt der Vagina.

Verson u. Bisson (1896b) untersuchten speziell *Bombyx mori* L. Ihre Ergebnisse stimmen im Prinzip mit denen von Jackson weitgehend überein, auch sie finden je eine paarige Anlage am 8. und 9. Sternit, deren Hälften jedoch ziemlich stark seitlich liegen und infolgedessen anfangs weit voneinander getrennt sind. Die Ovidukte entstehen aus den am Hinterrande des 7. Sternites ansetzenden Genitalsträngen. Die Anlage am 8. Sternit besteht aus zwei Hypodermiseinstülpungen, die mit der Zeit zusammenrücken und eine einheitliche Grube bilden, deren Lumen durch zwei seitliche Längsfalten in zwei übereinander gelegene Partien gesondert wird. Der Teil der Vagina, der vor der Anlage am 8. Sternit gelegen ist, von Verson u. Bisson als Uterus bezeichnet, entsteht durch zwei Längsfalten der Hypodermis, die nach außen[1] vorwachsen und sich zu einem

[1] Nicht nach innen, wie Verson u. Bisson offenbar irrtümlich angeben. Durch Verwachsen zweier solcher Falten würde ein Teil der Hypodermis aus dem Körper herausgeschnitten.

Rohre schließen, an dessen Vorderende sich die Ovidukte ansetzen, wobei die Verbindung der beiden Lumina aber erst sehr spät eintritt. Auch nach hinten bis zum Hinterrande des 8. Sternites wachsen zwei solche Falten vor, sowie von der hinteren Anlage bis zum Vorderrande des 9. Sternites. Die beiden so entstandenen Furchen sind an der Grenze der beiden Sternite durch eine Querfalte getrennt. Vor der Querfalte liegt die Mündung der Vagina, während die hinteren Falten sich zu einem Gang schließen, der den gemeinsamen Ausführungsgang der beiden Anhangsdrüsen darstellt, die sich inzwischen aus der hinteren paarig bleibenden Anlage entwickelt haben. Aus dem dorsalen Lumen der vorderen Anlage differenzieren sich durch Auswachsen am Vorder- und Hinterende die Bursa copulatrix bzw. das Receptaculum seminis, während das ventrale Lumen zu einem Teile der Vagina wird. In der langgestreckten Mündung derselben tritt nun in der Mitte eine Verwachsung der Seitenränder ein, so daß zwei hintereinander gelegene Öffnungen entstehen, die aber beide am 8. Sternit liegen. Die vordere wird später zur Mündung der Bursa copulatrix, in die hintere, die Vaginamündung, öffnet sich, nachdem die Querfalte verschwunden ist, auch der Ausführungsgang der Anhangsdrüsen, so daß die hintere Anlage keinerlei Anteil an der Bildung der Vagina hätte. Später rückt die hintere Geschlechtsöffnung bis an das Hinterende des Körpers. Wie dies vor sich geht, wird nicht näher beschrieben. Dadurch, daß die Vagina in die Tiefe rückt, entsteht ein Gang, der sie mit der vorderen Geschlechtsöffnung verbindet. Während zuerst Bursa copulatrix und Receptaculum seminis hintereinander münden, liegt die Mündung jener jetzt links, die dieser rechts. Die links gelegene Bursa copulatrix sendet einen Zellstrang aus, der sich mit dem Gang, der zur vorderen Geschlechtsöffnung führt, verbindet, während dieser sich von der Vagina absondert. Der Zellstrang höhlt sich aus und wird mit dem Gang zusammen zum Ductus bursae. Der Ductus seminalis entsteht aus dem Stiel der Bursa copulatrix.

Die kurzen Angaben, die Goldschmidt (1927) macht, entsprechen ganz dem, was Jackson beschreibt. An der jungen Puppe von *Lymantria dispar* L. findet sich auf der hinteren Hälfte des 8. und der vorderen Hälfte des 9. Sternites ein Längsschlitz, der von leicht gewulsteten Lippen umgeben ist. Dieser Schlitz schließt sich in der Mitte und es entstehen dadurch zwei Öffnungen, eine am 8. und eine am 9. Sternit, die allmählich weiter auseinander rücken.

Übereinstimmend finden sich also die mehr minder paarigen Anlagen am 8. und 9. Sternit, wobei aus dieser sich die Anhangsdrüsen entwickeln, während aus jener ein dorsaler Teil die Bursa copulatrix und das Receptaculum seminis aus sich hervorgehen läßt, der ventrale aber zu einem Teile der Vagina wird. Der vorderste Abschnitt der Vagina entsteht als Längsrinne der Hypodermis. Die Genitalstränge setzen sich am 7. Sternit an. Aus ihnen differenzieren sich die Ovidukte, die erst sehr spät mit der Vagina in Verbindung treten. Angaben über eine Anlage am 7. Sternit werden von keiner Seite gemacht, es läßt sich daher nicht entscheiden, ob ein dem Eiergang entsprechender Abschnitt vorhanden ist. Ich vermute jedoch, daß diese Anlage, die vermutlich sehr klein sein dürfte, nur übersehen worden ist.

Nur über die Entstehung des Ductus bursae und der beiden Geschlechtsöffnungen gehen die Ergebnisse der Untersucher auseinander. Die Differenzen hinsichtlich der Bildung des Ductus bursae scheinen mir nicht wesentlich und beruhen vermutlich nur auf einer verschiedenen Deutung der Befunde. Wesentlicher sind die Unterschiede in den Angaben über die Entstehung der beiden Geschlechtsöffnungen. Nach Jackson entsteht aus jeder der beiden Anlagen eine Geschlechtsöffnung, der verbindende Teil der Vagina entwickelt sich aus einer Längsfurche, nach Verson u. Bisson aber differenzieren sich die beiden Ge-

schlechtsöffnungen durch eine sekundäre Teilung der Mündung der vorderen Anlage, wobei die hintere Öffnung dann an das Ende des Abdomen rückt.

Es wäre von großer Bedeutung zu wissen, welche Angaben die richtigen sind, jedoch wird erst eine neuerlich durchgeführte Untersuchung die Entscheidung treffen können. Ich selbst halte die Angaben Jacksons für wahrscheinlicher, die auch durch die Feststellungen Goldschmidts sehr gestützt werden. Der Schlitz, den Goldschmidt am 8. und 9. Sternit der Puppe beobachtete, stellt die Anlage des hinteren Abschnittes der Vagina dar, der die beiden Geschlechtsöffnungen verbindet. Im Augenblick, wo der Schlitz sich zu einem Gang schließt, sind die beiden Öffnungen auch äußerlich wieder deutlich zu erkennen. Sie liegen von allem Anfang an auf verschiedenen Segmenten entgegen der Behauptung von Verson u. Bisson. Zugleich ist die Deutung von Jackson auch weitaus einfacher. Daß sich am 9. Sternit zuerst eine Rinne bilde, die sich zum unpaaren Ausführungsgang der Anhangsdrüsen schließt, und dann nochmals eine Rinne, die bei der Verlagerung der hinteren Geschlechtsöffnung auf das 10. Sternit zu einem Teil der Vagina wird, scheint mir etwas gezwungen; dagegen wäre es leicht möglich, daß Verson u. Bisson die hintere Geschlechtsöffnung übersehen haben, die vielleicht zeitweise sehr klein ist, während die scheinbare Zweiteilung der Mündung der Anlage am 8. Sternit durch einen Irrtum infolge ungünstig fixierten Materiales hervorgerufen sein kann. Verson u. Bisson geben auch über die Art der Verlagerung der hinteren Geschlechtsöffnung keinerlei Angaben, sie scheinen vielmehr die Vaginamündung dann plötzlich am Hinterende des Abdomens angetroffen zu haben. Auch die Verhältnisse bei den *Lepidoptera* mit nur einer Geschlechtsöffnung lassen sich nach Jackson ohne weiteres erklären mit der Annahme, daß sich bei diesen die vordere Anlage, wie bei den *Coleoptera*, frühzeitig vollständig abschließt und erst bei den höher entwickelten *Lepidoptera* die Verbindung mit der Außenwelt erhalten bleibt und zur Bildung des Ductus bursae Anlaß gibt.

V. Zusammenfassung über die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsausführwege der Insekten.

Die noch sehr lückenhafte Kenntnis über die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsausführwege — nur wenige Ordnungen sind bis jetzt eingehend untersucht — gestattet doch bereits, eine Reihe gemeinsamer Grundzüge festzustellen. Vor allem läßt sich ein in der Hauptsache mesodermaler durchwegs paariger Abschnitt von einem ektodermalen unterscheiden, der in seiner definitiven Form wenigstens größtenteils unpaar ist.

Während sich embryonal die mesodermalen Genitalstränge bei zahlreichen niederen Insekten noch an das 7. und 10. Sternit mit je einem Paar von Terminalampullen ansetzen, bleiben im postembryonalen Leben mit einer einzigen bisher bekannt gewordenen Ausnahme im weiblichen Geschlechte nur die Terminalampullen im 7. Segment erhalten (Heymons 1895b). Aus diesen Genitalsträngen entwickeln sich dadurch, daß in ihrem Inneren ein Lumen auftritt, die Ovidukte, die sich also ebenfalls am 7. Sternit ansetzen. Nur bei *Forficula* hat Heymons (1895b) gefunden, daß wie beim Männchen die Terminalampullen des 10. Sementes erhalten bleiben, die im Laufe der Entwicklung etwas nach vorn rücken, so daß

die Ovidukte sich an das 9. Segment ansetzen. In manchen Fällen kommt es sekundär zu einer teilweisen (*Hydroporus*, *Tenebrio*, *Psychoda* u. a.) oder gänzlichen (*Calliphora*) Verdrängung des Mesoderms durch das Ektoderm meist von den paarigen Bläschen (Primärkanälchen) der Anlage im 7. Segment aus.

Der ektodermale Teil der Geschlechtsausführwege entwickelt sich immer aus sogenannten Anlagen. Ich mache einen Unterschied zwischen typischen Anlagen, die sich in einem engbegrenzten Teile eines Sternites taschenförmig einsenken, wobei ein Teil der Einsenkung in vielen (allen?) Fällen durch gänzliche oder teilweise Verschmelzung von paarigen Kanälchen oder Bläschen (Primärkanälchen) entsteht, die sich offenbar immer zuerst dort entwickeln, wo sich später die unpaare Tasche einstülpt, und die, sofern sie nicht in ihrer Gänze in der Bildung der Tasche aufgehen, mit eingesenkt werden, und andererseits der rinnenförmigen Anlage. Weitere Bedeutung haben die Primärkanälchen dann nur mehr im 7. Segment, sowie bei Ordnungen mit wohlentwickelten Anhangsdrüsen auch im 9. Segment, wo aus ihnen, soweit bis jetzt untersucht (*Hymenoptera*, *Lepidoptera*), die Anhangsdrüsen entstehen. Sonst werden sie rückgebildet bzw. später in die unpaare Tasche eingeschmolzen. Im 7. Segment dagegen sondern sie sich, soweit sie bis jetzt überhaupt beobachtet wurden, von der Oberfläche ab, bevor es zur Einstülpung der unpaaren Tasche kommt. Später werden sie mit eingesenkt und kommen an das Vorderende der Anlage zu liegen. Sie verschmelzen mit den Genitalsträngen, bilden den ektodermalen Teil der Ovidukte und treten erst spät mit den übrigen Geschlechtsausführwegen in Verbindung. Nur Pruthi (1924) wendet sich scharf gegen diese allererste paarige Entstehung der Anlagen und erklärt, daß er solche Primärkanälchen, wie sie zuerst Nusbaum (1882) beschrieb, nie finden konnte. Gerade bei den *Coleoptera* lassen sich diese jedoch nur bei den jüngsten Larven feststellen und sind dort sehr klein und zart, so daß sie leicht übersehen werden können. Ich bin daher überzeugt, daß sich auch bei *Tenebrio* solche Primärkanälchen, wie sie bei *Hydroporus* an den Anlagen im 7. und 9. Segment auftreten, werden feststellen lassen. Der Behauptung Nusbaums (1882), daß der gesamte ektodermale Teil der Geschlechtsausführwege aus paarigen Anlagen hervorgegangen sei, kann ich allerdings ganz und gar nicht beistimmen; es ist vielmehr unzweifelhaft, daß der größte Teil der Genitaltasche, der Vagina und des Eierganges aus unpaaren Einstülpungen und nur der kleinste Teil aus der Verschmelzung paariger Anlagen hervorgegangen ist. Besonders die rinnenförmige Entstehung der Vagina und des Eierganges beweisen dies schlagend.

Sekundär können im Anschluß an typische Anlagen Teile der Geschlechtswege ganz entsprechend der noch zu besprechenden rinnenförmigen Anlage dadurch entstehen, daß von der Mündungsstelle einer

typischen Anlage Furchen nach vorn oder hinten einschneiden, die sich zu Gängen schließen (vorderer und hinterer Abschnitt der Vagina bei den *Lepidoptera*, hinterer Abschnitt der Vagina bei *Calliphora*). Es stellt dies eigentlich ein Übergangsstadium zur zweiten Art der Anlagen dar. Diese, die rinnenförmige Anlage, der Primärkanälchen und die taschenförmige Einsenkung vollkommen fehlen, ist in ihrer Entstehung nicht mehr auf eine eng begrenzte Stelle beschränkt, sondern es senkt sich die Hypodermis in der ganzen Länge des zu bildenden Ganges in Form einer Rinne ein, die sich zu einem Rohr schließt (Vagina der *Coleoptera* und von *Psychoda*).

Die typischen Anlagen stehen im allgemeinen nicht auf der Fläche des zugehörigen Sternites, sondern sind nach hinten in die Intersegmentalfalte verschoben, doch kommen auch Ausnahmen vor, wo die Anlage auf dem Sternit selbst, oft ziemlich nahe dem Vorderrande gelegen ist (*Lepidoptera* usw.). Die rinnenförmigen Anlagen erstrecken sich natürlich meist über die ganze Länge des zugehörigen Sternites.

Ohne Zweifel sind die typischen Anlagen gleicher Segmente in den verschiedenen Insektenordnungen homolog und diejenigen verschiedener Segmente homonom. Da typische und rinnenförmige Anlagen einander in der Bildung des gleichen Organabschnittes vertreten, vor allem bei der Entwicklung der Vagina im 8. Segment, bin ich der Überzeugung, daß sie vollkommen gleichwertig sind und man daher die rinnenförmigen Anlagen in die Homologisierung mit einbeziehen muß. Sie stellen offenbar lediglich eine sekundäre Vereinfachung der typischen Anlagen dar. Die Anlagen der Geschlechtsausführwege sind somit metamere, auf die Geschlechtsregion (7.—9. Abdominalsegment) beschränkte Differenzierungen der Hypodermis.

Die typischen Anlagen entwickeln sich völlig unabhängig voneinander und treten erst sekundär in Verbindung. Die rinnenförmigen Anlagen stehen infolge ihrer großen Ausdehnung meist schon bei ihrer ersten Entwicklung mit anderen Anlagen in Beziehung.

Jede Anlage bildet im wesentlichen nur den Teil der Geschlechtsausführwege, der in dem zugehörigen Segment gelegen ist. Sekundär kann es freilich im Laufe der Entwicklung zu weitgehenden Verschiebungen kommen. Da im weiblichen Geschlechte die Genitalstränge sich an das 7. Sternit ansetzen, müssen zur Bildung der Geschlechtsausführwege wenigstens so viele Anlagen auftreten, als Segmente zwischen dem 7. und dem Segmente liegen, das die Geschlechtsöffnung trägt, wobei diese immer aus einer Anlage hervorgeht und auch am 7. Sternit stets eine solche auftritt. Es kommt also maximal, wenn die Geschlechtsöffnung am 9. Sternit gelegen ist, zur Ausbildung dreier Anlagen am 7., 8. und 9. Sternit (z. B. *Hydroporus*). Liegt die Geschlechtsöffnung am 8. Sternit, so sind zur Bildung der Geschlechtsausführgänge zwei, liegt sie am 7. Ster-

nit, nur eine Anlage nötig. Da jedoch auch die Anhangsorgane der Geschlechtsausführwege in ihrer Entwicklung an bestimmte Anlagen gebunden sind, kommt es gelegentlich auch noch in Segmenten hinter der Geschlechtsöffnung zur Differenzierung von Anlagen, mit einiger Sicherheit bis jetzt nur am 9. Sternit der *Hymenoptera* nachgewiesen (Anlage der Anhangsdrüsen: Giftapparat), gewiß aber vor allem auch bei der Entwicklung des Receptaculum seminis und der Anhangsdrüsen bei den *Blattaeformia* (vgl. die Ergebnisse von Nusbaum 1882 an *Lipeurus*), doch niemals über das 9. Segment hinaus.

Wie Tabelle 1 zeigt, ist jedoch in zahlreichen Fällen eine Anlage im 7. Segment noch nicht nachgewiesen. Das scheint die eben besprochene Annahme über die Bedeutung der Anlagen umzustoßen. Es ist jedoch zu

Tabelle 1. Die Verteilung der Anlagen der Geschlechtsausführgänge bei den bisher entwicklungsgeschichtlich untersuchten Insektenordnungen mit unpaarer Geschlechtsöffnung. A: Typische, taschenförmige Anlagen. a: Rinnenförmige Anlagen. ? A: Anlagen, deren Lage im Abdomen noch nicht sicher feststeht. ?: Segmente, in denen eine Anlage noch nicht nachgewiesen ist, aber vermutlich vorkommt. *A*, *a*: Anlagen, deren Mündung als definitive Geschlechtsöffnung dient. ***A***: Anlagen, aus denen zwei Geschlechtsöffnungen hervorgehen.

		Anlage im		
		7. Segment	8. Segment	9.Segment
♂		—	—	*A*
♀	Dermaptera: Forficula	—	—	*A*
♀	Lepidoptera.	?	*A*	*A*
♀	Coleoptera: Hydroporus	A	a	***A***
♀	„ : Tenebrio	?	a	*A*
♀	Hymenoptera	A	*a* (? *A*)	? A
♀	Diptera: Calliphora	?	*A*	—
♀	„ : Psychoda.	A	*a*	—
♀	Thysanoptera	?	*A*	—
♀	Hemiptera	?	? *A*	—
♀	Apterygogenea: Thysanura	?	*A*	—
♀	Blattaeformia: Mallophaga	*A*	—	—
♀	„ : Blattariae	*A*	—	—

betonen, daß die Anlage des 7. Segmentes, sofern sie nicht auch zur Anlage der Geschlechtsöffnung wird (*Blattaeformia*), stets sehr klein bleibt, sich schon frühzeitig mit der Anlage des folgenden Segmentes verbindet und dann als solche nicht mehr zu erkennen ist. Eine Ausnahme machen, soweit bekannt, nur die aberranten Verhältnisse bei *Psychoda*, auf die ich weiter unten zu sprechen komme.

Wenn man unter diesen Voraussetzungen die Literatur durchsieht, fallen sofort eine Anzahl von Arbeiten fort, bei denen das Hauptinteresse in anderer Richtung lag und die nur nebenbei auch über die Entwicklung

der Geschlechtsausführwege Angaben machen, wobei die kleine Anlage im 7. Segment, zumal die Aufmerksamkeit noch nicht auf sie gelenkt worden war, nur zu leicht übersehen werden konnte. Es sind dies die Arbeiten von GANIN (1869), HEYMONS (1895b), KULAGIN (1898) und WITLACZIL (1884). Ferner sind die Arbeiten von JACKSON (1889 a, b) und PRUTHI (1924) auszuscheiden, die während der Larvenentwicklung nur wenige, hauptsächlich alte Stadien untersuchten, so daß der Zeitpunkt, wo die Anlage im 7. Segment schon entwickelt, aber noch nicht mit der des 8. Segmentes verschmolzen war, leicht übergangen worden sein konnte, wenn es sich nicht doch auch um ein Übersehen handelt. Es bleiben somit nur die Untersuchungen von BRÜEL (1897, *Diptera*), HEYMONS (1897a, *Thysanura*) und VERSON u. BISSON (1896b, *Lepidoptera*), die trotz eingehenden Studiums die Anlage im 7. Segment nicht fanden. Was die Verhältnisse bei *Calliphora* anlangt, so läßt die eigentümliche Entstehung der Ovidukte aus zwei Zipfeln des 8. Segmentes, die bis an die Ovarien vorwachsen und sich an diese ansetzen, so daß die gesamten Ovidukte ektodermaler Herkunft sind, vermuten, daß diese Zipfel tatsächlich die Primärkanälchen der Anlage des 7. Segmentes darstellen und daß BRÜEL die Verschmelzung dieser Anlage mit der folgenden übersehen hat. Auch bei den beiden anderen Arbeiten muß ich, obwohl sich keinerlei Anzeichen dafür finden lassen, ein Übersehen der Anlage im 7. Segment annehmen, was ich um so leichter für möglich halte, als auch ich bei *Hydroporus* erst ziemlich spät und fast zufällig auf sie aufmerksam wurde.

Da die einzelnen Anlagen stets den gleichen Teilen des unpaaren ektodermalen Geschlechtsganges den Ursprung geben, ist es möglich, den Anlagen auch namentlich bestimmte Abschnitte zuzuordnen:

Anlage des 7. Segmentes. . . .	Eiergang,
,, ,, 8. ,, ...	Vagina,
,, ,, 9. ,, ...	Genitaltasche.

Ich sehe dabei einstweilen von den Anhangsorganen vollkommen ab. Die Genitaltasche ist, wenn überhaupt entwickelt, nie von der Vagina zu trennen und auch Eiergang und Vagina lassen sich häufig am entwickelten Geschlechtsapparat nicht mehr scharf unterscheiden.

Im allgemeinen ist die Anlage des Segmentes, in dem die Geschlechtsöffnung liegt, am stärksten entwickelt und stellt fast immer eine typische Anlage dar, während die Anlagen der anderen Segmente oft sehr klein bleiben. Eine Ausnahme macht *Psychoda*, wo nach KOCH (1929) die Anlage des 8. Segmentes, in dem die Geschlechtsöffnung liegt, infolge der starken Reduktion des Abdomens der Larve erst in der Puppe in Form einer rinnenförmigen Verlängerung der wohlentwickelten Anlage des 7. Segmentes auftritt. Auch bei *Hymenoptera* kommt es vielleicht ge-

legentlich, nach der Angabe von Dewitz (1877), im 8. Segment, in dem die Geschlechtsöffnung liegt, nur zu einer rinnenförmigen Anlage.

Die Anlage der Genitaltasche ist, sofern sie auftritt, immer eine typische, taschenförmige Anlage (*Dermaptera*, *Coleoptera*, *Lepidoptera*). In ihr allein treten ausnahmsweise auch im weiblichen Geschlechte Primitivzapfen auf (Vulvarsklerite der *Dytiscidae*). Bei den übrigen *Coleoptera*, den *Dermaptera* und *Lepidoptera* scheinen sie vollkommen rückgebildet zu sein. Die Primärkanälchen bleiben nur bei den *Lepidoptera* (und *Hymenoptera*?) erhalten und entwickeln sich zu den Anhangsdrüsen, sonst werden sie völlig in die Genitaltasche eingeschmolzen.

Die Anlage des Eierganges ist ebenfalls stets eine typische Anlage. Primitivzapfen treten nie auf. Die Primärkanälchen bleiben, soweit bis jetzt beobachtet, stets lange Zeit selbständig, treten mit den Genitalsträngen in Verbindung und bilden häufig einen Teil der Ovidukte. Mit der taschenförmigen Einstülpung der Anlage verschmelzen sie erst spät.

Die Anlage der Vagina ist dagegen oft nur eine rinnenförmige Anlage (*Coleoptera*, *Psychoda* usw.). Primitivzapfen treten nie auf. Die Primärkanälchen werden frühzeitig in das Vorderende der unpaaren Einstülpung eingeschmolzen.

Außerdem sind noch zwei Sonderfälle in der Ausbildung der Geschlechtsgänge bekannt geworden, deren Ontogenie zwar noch nicht oder doch nur oberflächlich untersucht ist, die aber ohne Zweifel in folgender Weise zu deuten sind: Bei den Weibchen der *Ephemerida* sind die gesamten Geschlechtsausführwege paarig und münden durch getrennte Öffnungen hinter dem 7. Sternit nach außen. Hier kommt es offenbar überhaupt nicht zur Bildung einer ektodermalen Anlage, sondern die mesodermalen Ovidukte öffnen sich direkt nach außen.

Den zweiten Fall stellen die *Dermaptera* dar, wo im weiblichen Geschlechte nach Heymons (1895b) nicht wie bei den übrigen Insekten die Terminalampullen des 7. Segmentes, sondern wie beim männlichen Geschlecht die des 10. Segmentes erhalten bleiben und sich daher wie dort in der postembryonalen Entwicklung die Ovidukte an das 9. Sternit ansetzen. In diesem Falle dürfte es, eingehendere Untersuchungen fehlen noch, nur zur Bildung einer Anlage im 9. Segment kommen, die zur Verbindung der mesodermalen Ovidukte mit der Außenwelt im Bereiche des 9. Segmentes genügt.

Doppelte Geschlechtsöffnungen können auf zweierlei Art zustande kommen. Entweder es handelt sich um eine sekundäre Zweiteilung des Lumens der bereits verschmolzenen Anlagen des 8. und 9. Segmentes, indem vom Grunde der Vagina aus zwischen den Mündungen des Receptaculum seminis und des Eierganges die Seitenwände der Vagina und der Genitaltasche bis zur Geschlechtsöffnung zu einer Scheidewand verwachsen (*Hydroporus*). Es sind somit die gleichen Anlagen an der Bildung

beider Geschlechtsöffnungen beteiligt. Bei den *Lepidoptera* dagegen entwickeln sich die beiden Geschlechtsöffnungen aus den Anlagen verschiedener Segmente und der anfänglich verbindende Teil der Vagina entsteht durch rinnenförmige Einsenkung der dazwischen liegenden Hypodermis. Später löst sich die vordere Geschlechtsöffnung von der Vagina los und tritt mit der Bursa copulatrix in Verbindung. Eine Homologisierung dieser beiden Fälle ist natürlich ganz ausgeschlossen.

In Tabelle 2 sind die bisher bekannt gewordenen Fälle der Mündung des Geschlechtsapparates zusammengestellt.

Tabelle 2. Zusammenstellung über Art und Ort der Geschlechtsöffnung und über die ausmündenden Abschnitte des Geschlechtsapparates in den verschiedenen Insektenordnungen.

Art der Mündung	Ort der Mündung	Ausmündender Abschnitt des Geschlechtsapparates	Beispiele
paarig	7. Segment	Ovidukte	Ephemerida
einfach	7. Segment	Eiergang	Blattaeformia
einfach	8. Segment	Vagina	Orthoptera, Hymenoptera usw.
einfach	9. Segment	Genitaltasche	Coleoptera usw.
doppelt	9. Segment	Genitaltasche	Coleoptera: Hydroporus
doppelt	8. u. 9. Segment	Bursa copulatrix u. Genitaltasche	Lepidoptera

Der Ort der Geschlechtsöffnung ist wie der der Anlagen häufig intersegmental hinter dem zugehörigen Sternit gelegen, kann aber sekundär weitgehend verschoben sein (z. B. *Lepidoptera*).

Abschnitte des Geschlechtsapparates, die sich aus der Anlage des Segmentes, in dem die Geschlechtsöffnung liegt, oder der vorhergehender Segmente differenzieren, müssen vorhanden sein.

Auch eine Reihe mehr minder regelmäßig auftretender accessorischer Organe der Geschlechtsausführwege scheinen, soweit man aus den bisherigen Ergebnissen schließen kann, in ihrer Entstehung an bestimmte Anlagen gebunden zu sein. Tabelle 3 gibt eine Zusammenstellung darüber.

Tabelle 3. Die Zugehörigkeit der Anhangsorgane des weiblichen Geschlechtsapparates der Insekten zu den Anlagen bestimmter Segmente.

Accessorische Organe	Zugehörige Anlage
Receptaculum seminis	8. Segment
Bursa copulatrix	8. Segment
Anhangsdrüsen	9. Segment
Primitivzapfen	9. Segment

Das Receptaculum seminis tritt als Ausstülpung der ektodermalen Teile der Geschlechtsausführwege auf und scheint an die Anlage des 8. Segmentes gebunden zu sein. Allgemein wird angegeben, daß seine Entstehung eine unpaare ist, auch in jenen Fällen, wo es in Mehrzahl auftritt, nur NUSBAUM (1882) gibt für *Mallophaga* wohl irrtümlich an, daß das unpaare Receptaculum seminis durch Verschmelzung paariger Anlagen entstünde. Die Scheidung in Samenkapsel, Ausführungsgang und Receptaculardrüse ist sekundär.

Die Bursa copulatrix ist ebenfalls, soweit bis jetzt beobachtet, stets eine Differenzierung der Vagina und entsteht demnach aus der Anlage des 8. Segmentes. Ihre Form und Lage ist eine sehr verschiedene. Oft stellt sie lediglich eine mehr minder tiefe Ausbuchtung dar, in anderen Fällen ist sie aber scharf abgesetzt und oft auch durch einen dünnen Stiel mit der Vagina verbunden.

Die typischen Anhangsdrüsen der *Lepidoptera* (Kittdrüsen) und *Hymenoptera* (Giftapparat) sind in ihrer Entstehung stets paarig und scheinen sich immer aus der Anlage des 9. Segmentes zu entwickeln. Der eigentliche Drüsenfollikel entsteht aus den Primärkanälchen der Anlage, während der unpaare Ausführungsgang einen Teil der Genitaltasche darzustellen scheint. Wie weit die Anhangsdrüsen anderer Ordnungen mit diesen homolog sind, läßt sich bei der Wirrnis, die gerade hinsichtlich der accessorischen Drüsen des Geschlechtsapparates heute noch besteht, nicht entscheiden. Doch glaube ich, daß die Anhangsdrüsen der *Blattaeformia*, *Panorpatae*, *Trichoptera* und von *Diapheromera* unter den *Saltatoria*, die in Lage und Form mit den oben besprochenen weitgehend übereinstimmen, mit ihnen homologisiert werden können. Die Anhangsdrüsen der *Diptera* entstehen dagegen als paarige Ausstülpungen der Vagina.

Die Primitivzapfen treten nur in der Anlage des 9. Segmentes auf und stellen paarige in das unpaare Lumen der Anlage hineinragende Zapfen dar, aus denen sich die Vulvarsklerite entwickeln. Bisher sind sie nur bei den *Dytiscidae* unter den *Coleoptera* nachgewiesen.

Während die bisher besprochenen Anhangsorgane sich in den verschiedenen Ordnungen als homolog erwiesen haben, ist dies bei dem als Ductus seminalis bezeichneten Gang nicht der Fall. Bei den *Lepidoptera* entwickelt er sich aus dem Stiel der Bursa copulatrix er ist also dem Ductus bursae anderer Insektenordnungen homolog, während der Ductus bursae der *Lepidoptera* eine Neubildung darstellt. Der Ductus seminalis der *Coleoptera* dagegen ist eine Differenzierung der Vagina bzw. des Ductus receptaculi, die gelegentlich auch etwas auf den Eiergang übergreift. Die Entstehung in anderen Ordnungen ist noch nicht geklärt.

VI. Die Beziehungen zwischen den verschiedenen Bautypen der weiblichen Geschlechtsausführwege und denen des männlichen Geschlechtes.

A. Kurze Zusammenfassung über die Entwicklung der männlichen Geschlechtsausführwege.

Um auch den männlichen Geschlechtsapparat in den Kreis der Betrachtungen ziehen zu können, wird es gut sein, ganz kurz die Entwicklung der männlichen Geschlechtsausführwege darzulegen. Hinsichtlich der Einzelheiten verweise ich auf meine diesbezügliche Arbeit (HEBERDEY 1928) und das dort befindliche Literaturverzeichnis.

Auch im männlichen Geschlecht läßt sich ein mesodermaler Abschnitt der Ausführungsgänge von einem ektodermalen trennen. Jener entsteht aus den Genitalsträngen, die sich wenigstens bei niederen Formen im Embryonalleben sowohl an das 7. als auch 10. Sternit mit je einem Paar von Terminalampullen ansetzen. Bei dem Männchen bleibt das Paar im 10. Segment erhalten und rückt im Laufe der postembryonalen Entwicklung etwas nach vorn in das 9. Segment (HEYMONS 1895b). Aus ihnen entwickeln sich die Vasa deferentia. An diesen können verschiedene Differenzierungen auftreten, die als Nebenhoden, Mesadenien usw. bezeichnet werden. Alle übrigen Abschnitte der männlichen Geschlechtsausführwege gehören dem Ektoderm an.

Mit ganz wenigen Ausnahmen bei einzelnen aberranten Formen liegt die männliche Geschlechtsöffnung stets am 9. Segment. Bei den *Ephemerida* ist sie paarig, die ausleitenden Gänge bestehen lediglich aus den mesodermalen Vasa deferentia. Bei allen übrigen Formen entwickelt sich die männliche Geschlechtsöffnung aus der Anlage des 9. Segmentes, die meist wie im weiblichen Geschlechte in die darauffolgende Intersegmentalfalte verschoben ist. Diese Anlage, die Anlage der Genitaltasche, besteht aus paarigen Primärkanälchen sowie einer unpaaren, taschenförmigen Einsenkung. Die Primärkanälchen werden mit eingestülpt, lösen sich jedoch bald völlig ab und differenzieren sich zu den Anhangsdrüsen (Ektadenien). Sie stellen am entwickelten Tier die Verbindung zwischen dem aus der unpaaren Einsenkung entstandenen Ductus ejaculatorius und den Vasa deferentia her, wobei häufig ein Teil derselben von den Ektadenien gebildet wird, also ektodermalen Ursprunges ist. In der Hauptsache aber differenzieren sie sich zu mächtigen, meist schlauchförmigen Drüsen. In der unpaaren Einsenkung der Anlage, der Genitaltasche, entwickeln sich zwei nach hinten gerichtete Zapfen, die Primitivzapfen, die später wie im weiblichen Geschlechte nach außen vorgestülpt werden. Durch Längsspaltung derselben entstehen einerseits die lateralen Paramerenzapfen, die sich gelegentlich auch ein zweites Mal spalten können, andererseits die medialen Peniszapfen, durch deren Verschmelzung der Penis entsteht. Zwischen den Peniszapfen wächst ein langes,

an der Spitze etwas gespaltenes Rohr, der Ductus ejaculatorius, nach vorn vor. Schließlich verschmelzen die Anhangsdrüsen mit den paarigen Enden des Ductus ejaculatorius, womit im wesentlichen die Entwicklung der männlichen Geschlechtsausführwege beendet ist. Der Penis und häufig auch die Parameren sind bei der Imago im Ruhezustand in der sich wieder vertiefenden Genitaltasche verborgen.

Der männliche Geschlechtsapparat ist im Gegensatz zum weiblichen mit Ausnahme der Fälle mit paarigen Geschlechtsöffnungen in sämtlichen Ordnungen vollkommen homolog.

B. Die Homologien der Geschlechtsausführwege beider Geschlechter.

Bei niederen Insekten ist die Anlage der Genitalstränge im Embryo noch eine vollkommen homologe. In beiden Geschlechtern spalten sie sich terminal und setzen sich mit Terminalampullen am 7. und 10. Sternit fest. Doch die weitere Entwicklung ist bereits eine verschiedene. Während im weiblichen Geschlechte nur die Verbindung mit dem 7. Sternit erhalten bleibt, wird diese im männlichen Geschlechte rückgebildet und die Verbindung mit dem 10. Sternit wird zur definitiven bzw. die Vasa deferentia setzen sich, da die Terminalampullen im Laufe der postembryonalen Entwicklung um ein Segment nach vorn rücken, an das 9. Sternit an (Heymons 1895b). Es sind also nur die vorderen Teile der Ovidukte und Vasa deferentia bis zu der Stelle, wo im Embryo die Genitalstränge sich spalteten, einander homolog.

Infolge der anderen Lage der Vasa deferentia ist auch die Entstehung der ektodermalen Teile des männlichen Geschlechtsapparates eine andere. Zwar entwickeln sie sich ebenfalls aus einer typischen Anlage, die man wegen der völligen Übereinstimmung in Bau und Entwicklung ohne Zweifel mit der gleichgelegenenen Anlage im weiblichen Geschlechte homologisieren kann, doch kommt es, da diese Anlage zur Verbindung der Vasa deferentia mit der Geschlechtsöffnung am 9. Sternit genügt, niemals zur Bildung von Anlagen in den vorhergehenden Segmenten. Während also die Möglichkeit besteht, daß die Derivate der Anlage des 9. Segmentes in beiden Geschlechtern homolog sind, können sich für die Derivate der Anlagen des 8. und 7. Segmentes (Vagina, Eiergang, Receptaculum seminis, Bursa copulatrix) im männlichen Geschlechte keine Homologa finden, da die entsprechenden Anlagen fehlen. An der Homologie der Genitaltasche und der in ihr sich in ganz entsprechender Weise bildenden Primitivzapfen sowie der am 9. Segment liegenden Genitalöffnung kann wohl nicht gezweifelt werden, nur schreitet die Entwicklung der Primitivzapfen im männlichen Geschlechte viel weiter fort. Es sind daher Penis und Parameren zusammen den Vulvarskleriten homolog. Der Ductus ejaculatorius stellt eine Differenzierung des Vorderendes der Genitaltasche dar, die zu einem langen Gange auswächst. Es ist somit

klar, daß die ektodermalen Ausführungsgänge in beiden Geschlechtern mit Ausnahme der Genitaltasche, das sind hier Vagina und Eiergang, dort Ductus ejaculatorius in keinerlei Beziehung zueinander gebracht werden können. Dagegen sind die sich in beiden Geschlechtern aus den Primärkanälchen der Anlage des 9. Segmentes entwickelnden Anhangsdrüsen trotz ihrer sehr verschiedenen endgültigen Lage ohne Zweifel homolog. Der unpaare Ausführungsgang dieser Drüsen im weiblichen Geschlechte scheint aus einem Teile der Anlage der Genitaltasche hervorzugehen.

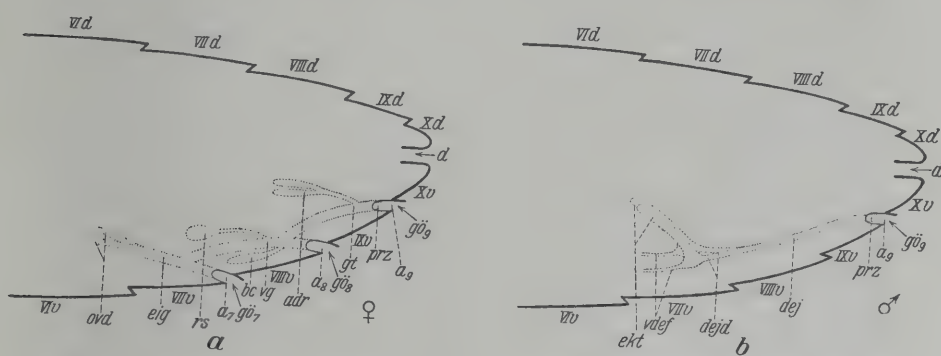


Abb. 50. Schemata zur Veranschaulichung der bisher bekannt gewordenen Bauweisen des Geschlechtsapparates mit einfacher Geschlechtsöffnung im weiblichen (a) und männlichen (b) Geschlecht und ihre Beziehungen zueinander. *VId—Xd*. 6.—10. Tergit, *VIv—Xv*. 6.—10. Sternit, a_7, a_8, a_9 Anlage des 7., 8., 9. Segmentes, *adr* Anhangsdrüse, *bc* Bursa copulatrix, *d* Darm, *dej* Ductus ejaculatorius, *dejd* paariger Abschnitt des Ductus ejaculatorius, *eig* Eiergang, *ekt* Ektadenien, *gö*$_7$, *gö*$_8$, *gö*$_9$ Geschlechtsöffnung im 7., 8., 9. Segment, *gt* Genitaltasche, *ovd* Ovidukte, *prz* Primitivzapfen, *rs* Receptaculum seminis, *vdef* Vasa deferentia, *vg* Vagina.

Die Abb. 50 zeigt das Verhältnis der weiblichen Geschlechtsausführgänge in verschiedenen Ordnungen untereinander und zu denen des männlichen Geschlechtes.

Eine Ausnahme machen die *Dermaptera* und speziell *Forficula*, die von HEYMONS (1895 b) untersucht wurden. Hier soll die Entwicklung

Tabelle 4. Die homologen Elemente des Geschlechtsapparates bei Weibchen und Männchen.

Weibchen	Männchen
Ovarien	Hoden
Vordere Teile der mesodermalen Ovidukte	Vordere Teile der mesodermalen Vasa deferentia
Geschlechtsöffnung hinter dem 9. Sternit	Unpaare Geschlechtsöffnung hinter dem 9. Sternit
Genitaltasche	Genitaltasche
Primärkanälchen der Anlage des 9. Segmentes	Ektadenien, ektodermale Teile der Vasa deferentia
Primitivzapfen (Vulvarsklerite)	Primitivzapfen

der Geschlechtsausführgänge des Weibchens in jeder Hinsicht der des Männchens entsprechen, so daß der gesamte Geschlechtsapparat beider Geschlechter homolog wäre. Genauer ist dies noch nicht untersucht worden.

In Tabelle 4 habe ich die homologen Teile der Geschlechtsausführwege bei Männchen und Weibchen zusammengestellt.

C. Frühere Homologisierungsversuche.

In der Literatur finden sich des öfteren Versuche, Homologien zwischen den Ausführwegen der Geschlechtsorgane beider Geschlechter festzustellen. Ich will hier nur jene Arbeiten besprechen, die sich eingehender damit befassen.

Alle Untersucher sind darin einig, daß die gesamten Ovidukte und Vasa deferentia homolog seien. NUSBAUM (1882) und WESCHÉ (1906) vertreten die Ansicht, daß die gesamten Ausführgänge der Sexualdrüsen „ganz homologe Organe" seien, es entsprechen nach NUSBAUM dem Uterus des Weibchen die Anhangsorgane des Männchen, der Vagina der Ductus ejaculatorius. Die Lumina der drei Abschnitte Ovidukte, Uterus, Vagina, bzw. Vasa deferentia, Anhangsorgane (Ektadenien) und Ductus ejaculatorius entstünden unabhängig voneinander und träten erst sekundär in Verbindung. Die verschiedene Entstehungsweise dieser Abschnitte in beiden Geschlechtern, die diese Homologie vollkommen ausschließen, sowie auch ihr verschiedener morphologischer Wert (Vagina von *Lipeurus* = Genitalraum = Intersegmentalfalte zwischen 7. und 8. Sternit), sind ihm entgangen. WESCHÉ macht zugleich auch den völlig verfehlten Versuch, die äußere Genitalbewehrung des Männchens mit den Mundwerkzeugen in Beziehung zu bringen.

BRÜEL (1897) homologisiert auf Grund seiner entwicklungsgeschichtlichen Studien an beiden Geschlechtern von *Calliphora erythrocephala* MEIG. den paarigen und unpaaren Ovidukt (Eiergang) mit dem paarigen und unpaaren Samengang und dem Ductus ejuculatorius. Uterus und Vagina besitzen nach ihm keine Homologa im männlichen Geschlecht. Allein die verschiedene Lage der Anlagen in beiden Geschlechtern, aus denen sich die homologisierten Teile, soweit sie aus dem Ektoderm entstehen, entwickeln, erweist die Unrichtigkeit dieser Homologisierung.

PRUTHI (1924, 1925) kommt auf Grund seiner ontogenetischen Untersuchungen an *Tenebrio molitor* L. zu folgenden Ergebnissen: Da sich aus der Anlage des 9. Segmentes im wesentlichen das Receptaculum seminis entwickeln soll, aus der des 8. Segmentes aber die Vagina und erst später eine Verbindung der beiden Anlagen eintritt, so folgert er, daß, wenn die Geschlechtsöffnung am 9. Segment gelegen ist, sie die Mündung der Anlage des Receptaculum seminis darstellt mit der sich die Anlage der Vagina verbindet, während diese gleichzeitig ihre Verbindung mit der Außenwelt verliert. Liegt die Geschlechtsöffnung am 8. Segment, so sollen die Mündungsverhältnisse gerade umgekehrt sein. Die Untersuchungen lehren aber, daß in allen Fällen, wo die Geschlechtsöffnung am 8. Segment liegt und ein Receptaculum seminis vorhanden ist, dieses nie aus einer Anlage des 9. Segmentes hervorgeht, sondern lediglich eine Differenzierung der Vagina darstellt. Somit beruht PRUTHIS Annahme, auch wenn das Receptaculum seminis sich bei *Tenebrio* tatsächlich aus der Anlage des 9. Segmentes entwickeln sollte, was ich bezweifle, auf einem Irrtum, er hat jedoch als erster erkannt, daß eine besondere Anlage vorhanden ist, wenn die Geschlechtsöffnung am 9. Segment liegt, nämlich die Anlage der Genitaltasche, die er als Anlage des Receptaculum seminis bezeichnet. Gegen die sonst häufig angenommene Homologie der Vagina

mit dem Ductus ejaculatorius wendet er sich mit vollem Recht wegen der verschiedenen Lage ihrer Mündung. Er homologisiert vielmehr den Ductus ejaculatorius mit dem Receptaculum seminis, die beide im 9. Segment entstehen, sowie die Vagina und den Uterus (recte Eiergang) mit dem paarigen Ductus ejaculatorius, die sämtlich sich im 8. Segment entwickeln sollen. Gegen die erste Homologie spricht vor allem, daß das Receptaculum seminis eben keineswegs aus der Anlage des 9. Segmentes hervorgeht, homolog ist lediglich die Genitaltasche in beiden Geschlechtern. Der Ductus ejaculatorius entsteht immer als eine Differenzierung derselben, das Receptaculum seminis dagegen entwickelt sich aus der Vagina. Gegen die zweite Homologie ist einzuwenden, daß auch die paarigen Teile des Ductus ejaculatorius nicht von einer Anlage des 8. Segmentes gebildet werden, sondern nur das gespaltene Vorderende des unpaaren darstellen, während andererseits Vagina und Uterus sich nicht aus einem, sondern aus zwei Segmenten differenzieren.

Goldschmidt (1927) endlich sucht auf Grund seiner Untersuchungen an *Lymantria dispar* L. folgende Homologien zu beweisen: Im weiblichen Geschlechte entwickeln sich nach Verson u. Bisson (1896 b) die Geschlechtsausführgänge aus zwei paarigen, bläschenförmigen Anlagen im 8. und 9. Segment. Im männlichen Geschlecht glaubt er ebenfalls zwei Paare solcher Bläschen zu finden. In Wahrheit sind es aber, wie sich auch aus ihrer von Goldschmidt selbst beschriebenen weiteren Entwicklung ergibt, keine Bläschen, sondern Zapfen, und zwar die Parameren- und Peniszapfen, die in der Genitaltasche gelegen sind. Er homologisiert diese Gebilde in beiden Geschlechtern und kommt dadurch zu folgenden Schlüssen: Aus den vorderen Bläschen (recte Zapfen) des Männchens entwickeln sich die Parameren, aus denen des Weibchens vor allem die Bursa copulatrix mit ihrer Mündung. Die diese bildende Bursaanlage (richtig Anlage der Vagina im 8. Segment) soll nun den Parameren homolog sein, sie liegt jedoch am 8., die Parameren hinter dem 9. Sternit, also folgert er, daß die Bursaanlage samt der Bursaöffnung und der sie umgebenden Chitinplatte sekundär auf das 8. Sternit verschoben worden sei. Aus den hinteren Bläschen aber entstehen in beiden Geschlechtern die Endabschnitte der Geschlechtsausführwege. Diese Homologie fällt mit dem Nachweis, daß die beim Männchen als Bläschen angesprochenen Bildungen in Wahrheit Zapfen sind und mit den Bläschen des Weibchens in keinerlei Beziehung stehen. Vielmehr ist die gesamte Anlage des Männchens der hinteren Anlage des Weibchens homolog, nur ist die Entwicklung der Anlagen in beiden Geschlechtern zu dem Zeitpunkte, wo Goldschmidt mit seiner Untersuchung einsetzt, eine sehr ungleiche, so daß eine gewisse äußerliche Ähnlichkeit zustande kommt. Goldschmidt sucht diese Homologien auch durch Befunde an Intersexen zu belegen, darauf werde ich jedoch in einer späteren Arbeit eingehen.

Es zeigt sich also, daß sämtliche älteren Homologisierungsversuche ohne Schwierigkeit aus den ontogenetischen Befunden widerlegt werden können und keinerlei Einwände gegen die von mir aufgestellten Homologien vorzubringen vermögen.

VII. Die Entwicklung der äußeren Geschlechtsanhänge der Insekten.

A. Im männlichen Geschlechte.

Die Ontogenie der sogenannten äußeren Geschlechtsanhänge der Männchen (Penis und Parameren) bespreche ich nur ganz kurz, hinsichtlich der Einzelheiten verweise ich auf meine diesbezügliche Arbeit (Heberdey 1928) und das dort befindliche Literaturverzeichnis. Soweit

bis jetzt entwicklungsgeschichtlich untersucht, lassen sich die äußeren Geschlechtsanhänge der Männchen stets auf ein Zapfenpaar (Primitivzapfen) zurückführen, die sich am Grunde der auf oder hinter dem 9. Sternit gelegenen Genitaltasche bilden. Später kommt es zu einer Längsspaltung derselben in ein medianes und ein laterales Paar. Die medianen Peniszapfen verwachsen miteinander und lassen aus sich den Penis hervorgehen, die lateralen Paramerenzapfen entwickeln sich zu den Parameren. Diese können sich noch weitgehend differenzieren. Sehr häufig gliedern sich basale Teile, die Basalstücke ab, die gelegentlich verschmelzen können, oder es kommt durch eine sekundäre Spaltung zur Bildung innerer und äußerer Parameren (*Hymenoptera*) oder es können auch die Parameren um den Penis zu einer zweiten Röhre verwachsen (*Coleoptera*: *Tenebrio* usw.). Auch am Penis kommt es zu sekundären Differenzierungen, vor allem im Mündungsbereiche des Ductus ejaculatorius. Es kann sich hier ein vorstülpbarer Präputialsack entwickeln und an seinem Grunde eine sogenannte Virga, die die Mächtigkeit eines richtigen Penis erlangen kann, während dieser selbst ganz rudimentär wird (manche *Coleoptera*: *Coccinellidae*). Auch basale Abgliederungen können am Penis auftreten. Meist liegen Penis und Parameren in der Ruhe in der Genitaltasche verborgen, bei einigen Ordnungen aber (*Lepidoptera*, *Trichoptera*) werden die Parameren im Laufe der Entwicklung an den Hinterrand des 9. Sternites verschoben und liegen dann an der Oberfläche, während der Penis allein in die Tiefe versenkt ist. Bei niederen Formen scheinen die Verhältnisse manchmal etwas komplizierter zu liegen, doch sind sie dort leider noch nicht ontogenetisch untersucht, so daß Homologien nicht aufgestellt werden können.

B. Im weiblichen Geschlechte.

Bei den Weibchen kann das Abdomenende in zweierlei grundsätzlich verschiedener Weise als Hilfsapparat für die Eiablage (Legeapparat) differenziert sein. Den einen Fall stellt die sogenannte Legeröhre dar. Sie entsteht dadurch, daß die Intersegmentalhaut zwischen den letzten Segmenten sehr verlängert ist, so daß die Segmente fernrohrartig vorgeschoben werden können. An der Spitze liegt dann die Geschlechtsöffnung. Ganz allmählich ist der Übergang vom normalen Abdomen ohne Verlängerung der Intersegmentalhaut bis zu den excessiv entwickelten Legeröhren mancher *Coleoptera* und *Diptera*. Da hier keinerlei Neubildung, sondern nur eine einseitige Entwicklung der letzten Abdominalsegmente vorliegt, so müssen sich alle Teile der Legeröhre auf Segmentstücke zurückführen lassen.

Die andere Art der Differenzierung des Abdomens ist der Legesäbel (Legestachel). Er wird aus einer Anzahl von zapfenförmigen Anhängen (Gonapophysen) des 8. und 9. Sternites gebildet. Diese Gonapophysen

lassen sich nicht auf Segmentteile zurückführen, sondern stellen Anhänge derselben dar. Bei voller Entwicklung des Legesäbels ist er aus drei Paaren von Gonapophysen aufgebaut. Gelegentlich scheint die Zahl geringer zu sein, doch läßt sich dann meist nachweisen, daß es sich um Reduktionserscheinungen handelt, die durch eine große Zahl von Zwischenstufen mit Formen mit typisch entwickeltem Legesäbel verbunden sind. Nur bei den *Thysanura* (Heymons 1897a) und *Thysanoptera* (Jordan 1888) sind immer nur zwei Paare wohlentwickelter Gonapophysen vorhanden. Es fehlt in beiden Fällen das äußere Gonaphysenpaar des 9. Segmentes.

In einer großen Anzahl von Ordnungen ist die Ontogenie der Gonapophysen bereits untersucht: *Thysanura* (Heymons 1897a), *Odonata* (Heymons 1896c, van der Weele 1906), *Saltatoria* (Dewitz 1875), *Thysanoptera* (Jordan 1888), *Hymenoptera* (Packard 1866, 1868, Ganin 1869, Dewitz 1875, 1877, Kulagin 1898, Tiegs 1922), *Hemiptera* (Heymons 1899b), doch treten sie auch in einigen anderen Ordnungen auf. Die Gonapophysen entstehen nach den übereinstimmenden Angaben sämtlicher Untersucher als paarige, zapfenförmige, eng aneinander stehende Hypodermiswucherungen am 8. und 9. Sternit. Zuerst treten die äußeren Gonapophysen auf der vorderen Hälfte des 9. Sternites auf. Dann entwickeln sich die vorderen Gonapophysen am Hinterrande des 8. Sternites oder sogar ein wenig auf die Intersegmentalhaut verschoben. Zuletzt werden die inneren Gonapophysen am 9. Sternit sichtbar als zwei kleine Zapfen zwischen den Anlagen der äußeren. Der Streit ist noch nicht endgültig entschieden, ob die inneren Gonapophysen sich aus gesonderten Anlagen entwickeln oder ob sie durch eine Spaltung der Anlagen der äußeren Gonapophysen entstehen, doch scheint mir diese Frage keineswegs von solcher Wichtigkeit für die Deutung des morphologischen Wertes der Gonapophysen zu sein, wie es von manchen Seiten behauptet wird. Der Zeitpunkt des Auftretens der Gonapophysen ist ein verschiedener. Während bei den *Saltatoria* die Anlagen der Gonapophysen bereits am reifen Embryo zu erkennen sind, treten sie bei sämtlichen anderen Ordnungen, soweit Angaben darüber vorliegen, erst während der postembryonalen Entwicklung auf. Es ist besonders zu betonen, daß die Anlagen der Gonapophysen mit denen der Geschlechtsausführgänge nichts zu tun haben. Die *Thysanura* und *Thysanoptera*, denen die äußeren Gonapophysen fehlen, entbehren auch der entsprechenden Anlagen. Nur zwei Anlagenpaare fand auch Kulagin bei *Hymenoptera*, es handelt sich bei dieser Angabe aber sicherlich um ein Übersehen des inneren, später auftretenden Zapfenpaares des 9. Sternites. Der gleiche Fehler liegt vermutlich auch bei den Untersuchungen von Ganin und Tiegs vor, die zwar drei Paare von Gonapophysenanlagen beschreiben, jedoch am 7., 8. und 9. Sternit gelegen. Die Anlage am 7. Sternit bildet aber sicherlich keine Gonapophysen, da solche auf diesem

Segment nie auftreten, sondern stellt wahrscheinlich eine Verwechslung mit der Anlage der Geschlechtsausführgänge im 7. Segment dar. Fast allgemein wird angegeben, daß die Gonapophysenanlagen lediglich Vorsprünge der Hypodermis darstellen, nur Dewitz und Tiegs geben an, daß bei den *Hymenoptera* die Gonapophysenanlagen in kleinen flachen Gruben stehen und den Imaginalscheiben der Thorakalbeine sehr ähnlich sehen. Im Laufe der Entwicklung kommt es dann vielfach zu einer Differenzierung der Gonapophysen in basale Teile (Bögen usw.), die die Verbindung mit dem Körper herstellen und terminale Stücke, die den eigentlichen Legesäbel bilden. Gelegentlich tritt eine Verwachsung von Gonapophysen zu unpaaren Stücken ein.

Außer den Gonapophysen treten besonders am 9. Sternit häufig kleine, meist beweglich eingelenkte Zäpfchen (Styli) auf, die, wenn die äußeren Gonapophysen vorhanden sind, an deren Spitze sitzen. Es beruht dies auf einer sekundären Verlagerung der Styli auf die Spitze der aus den normalen Anlagen hervorgehenden äußeren Gonapophysen, indem die Styli durch die vorwachsenden Gonapophysen emporgehoben werden. Gelegentlich kommt es auch erst später zu einer scharfen Absetzung der Styli von den Gonapophysen, so daß es den Anschein erweckt, als ob sie die abgegliederten Enden derselben darstellten.

VIII. Der morphologische Wert der äußeren Geschlechtsanhänge in beiden Geschlechtern und ihre Beziehungen zueinander.

Zwei Ansichten stehen sich hier schroff gegenüber. Die einen sehen in den Gonapophysen Reste von abdominalen Extremitäten, die anderen lediglich sekundäre Ausstülpungen der Körperoberfläche. Um die Jahrhundertwende kam es zwischen den Hauptvertretern dieser beiden Anschauungen, hie Verhoeff, hie Heymons, zu einer langen und äußerst heftigen Kontroverse (siehe Literaturverzeichnis), in deren Verlauf von beiden Seiten eine Reihe von Argumenten ins Treffen geführt wurde, die beweisend sein sollten. Zu einer wirklichen Klärung ist es aber nicht gekommen, denn nach einer längeren Pause, in der diese Frage nicht berührt wurde, tauchen nun abermals Stimmen für und wider auf, allerdings meist in der Form, daß sich die Autoren je nach ihrer Einstellung entweder auf Verhoeff oder Heymons berufen und kategorisch die eine oder die andere Ansicht als die richtige erklären. Wesentliche neue Argumente wurden nicht erbracht, noch eine vollständige Durcharbeitung dieses Problems versucht. Es ist daher notwendig, auf die Argumente Verhoeffs und Heymons' zurückzugreifen, durch die der neueren Forschung zu ergänzen und sämtliche auf ihre Beweiskraft hin zu prüfen. Dann muß sich wohl eine der beiden Anschauungen als die richtige herausstellen.

Vorher sei noch festgestellt, daß die Styli, die bei höheren Insekten

höchstens am 9. Sternit, bei *Machilis (Thysanura)* aber noch an allen Sterniten auftreten, von sämtlichen Untersuchern mit den Styli an den Thoraxbeinen von *Machilis* homologisiert und daher als Teile einer Extremität, wahrscheinlich als Exopoditrest, gedeutet werden.

Dafür, daß die Gonaphysen modifizierte Abdominalbeine seien, wird von VERHOEFF und seinen Anhängern angeführt:

1. Die Gliederung der Gonapophysen, die, wenn fehlend, sekundär verloren gegangen sein soll.
2. Das Vorhandensein von Muskeln in den Gonapophysen.
3. Ähnliche Verhältnisse bei den *Myriopoda*, wo ohne Zweifel Extremitäten in den Dienst des Geschlechtsapparates getreten sind.

Gegen die Extremitätennatur der Gonapophysen spricht nach HEYMONS und seinen Anhängern folgendes:

1. In zahlreichen Fällen werden die embryonalen Beinanlagen rückgebildet, lange bevor es zur Anlage der Gonapophysen kommt, oder sie werden überhaupt nicht angelegt. Aus den Beinanlagen entwickeln sich lediglich die Styli.
2. Das Auftreten von zwei Paaren von Gonapophysen am 9. Sternit, die, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, nicht durch die Spaltung eines einzigen Anlagenpaares erklärt werden kann.
3. Die ganz andere Stellung der vorderen und inneren Gonapophysen gegenüber den Beinanlagen.
4. Auch die äußeren Gonapophysen sind nicht als Beine zu deuten, vielmehr läßt sich in einigen Fällen einwandfrei zeigen, daß die Styli durch sekundäres Wachstum der Körperoberfläche emporgehoben werden und dann an der Spitze der äußeren Gonapophysen noch deutlich zu erkennen sind.

Bei der Prüfung der Argumente, die VERHOEFF ins Treffen führt, läßt sich feststellen, daß nicht eines von ihnen wirklich stichhaltig ist. Entgegen VERHOEFF ist HEYMONS der Ansicht, daß die Gonapophysen primär ungegliedert sind und auch ich glaube, daß die reichliche Gliederung der Gonapophysen der *Thysanura* eine sekundäre Erscheinung darstellt. Da ferner bekannt ist, daß es sowohl ungegliederte Extremitäten (Mandibeln) als auch gegliederte, aber sicher nicht auf Beine zurückführbare Körperanhänge (Terminalfilum) gibt, kommt diesem Punkte keinerlei Beweiskraft zu.

Die Behauptung VERHOEFFs, daß nur die Beine und die ihnen homologen Körperanhänge eine Muskulatur besäßen, ist lediglich induktiv abgeleitet aus der Tatsache, daß die den Beinen nicht homologen Körperanhänge, die man bis dahin kannte, einer Muskulatur entbehrten (wobei man von den Flügelmuskeln der *Odonata* absehen muß). Statt diese Behauptung daher zu beweisen, wird sie als Beweis für die Extremitätennatur der Gonapophysen genommen, was gänzlich unberechtigt ist.

Das dritte Argument fällt mit der Tatsache, daß man die Insekten, wie man heute weiß, keineswegs von den *Myriopoda* ableiten kann und daß die Verwandtschaft zwischen ihnen überhaupt keine so große ist, um die Verhältnisse bei den *Myriopoda* als Beweis für die der Insekten heranziehen zu können.

Gegen die Argumente von HEYMONS werden von seinen Gegnern folgende Einwände gemacht: Die Diskontinuität zwischen den embryonalen Beinanlagen und den Anlagen der Gonapophysen ist kein Beweis gegen die Extremitätennatur derselben, da die Beinanlagen ja als sogenannte schlafende Anlagen weiter bestehen können, wie dies z. B. zweifellos bei den Insekten mit fußlosen Larven der Fall ist. Ich bin der Ansicht, daß dieser Einwand zu recht besteht und daß man daraus, daß sich embryonale Extremitätenhöcker und Gonapophysenanlagen nicht direkt ineinander überführen lassen, nicht schließen darf, daß sie nichts miteinander zu tun hätten und auf keinen Fall aufeinander bezogen werden könnten. Umgekehrt läßt sich daraus aber auch keinerlei Stütze für die entgegengesetzte Annahme ableiten.

Die beiden Paare von Gonapophysen am 9. Sternit werden von VERHOEFF dadurch erklärt, daß die Coxen des 9. Abdominalbeinpaares, die vollkommen mit dem zugehörigen Sternit verschmolzen sind, sich zum Schutze der Endopoditen, das wären die inneren Gonapophysen, zapfen- oder plattenartig vorstülpen und so die äußeren Gonapophysen bilden, wobei die Styli an ihrer Spitze gelegen sind. Daß die Coxen zu einem dem primären Beinpaar gleichenden Zapfenpaar vorwachsen, erscheint mir jedoch äußerst unwahrscheinlich, ist in keiner Weise bewiesen und kann daher wohl nicht als eine befriedigende Deutung dieser Verhältnisse unter der Voraussetzung der Extremitätennatur der Gonapophysen angesehen werden. Dagegen ist nach den Bildern, die VAN DER WEELE (1906) gibt, nicht völlig abzulehnen, wenn auch meiner Ansicht nach sehr unwahrscheinlich, daß es sich um die Spaltung eines einzigen Anlagenpaares handelt.

Auch gegen die verschiedene Lage von Beinanlagen und Gonapophysen können VERHOEFF und seine Anhänger nichts einwenden. Sie helfen sich damit, daß sie behaupten, es sei dies von keinerlei Bedeutung. Mir dagegen scheint gerade dies von großer Wichtigkeit. Während ich es für ganz leicht möglich halte, daß die embryonale Beinanlage vollkommen verschwindet und sich zu einem späteren Zeitpunkte an der gleichen Stelle trotzdem ein Bein daraus entwickelt, halte ich es für völlig ausgeschlossen, einen Anhang, der sich an anderer Stelle viel stärker median entwickelt, damit zu homologisieren. Die scheinbare Kontinuität von Beinanlagen und Gonapophysen bei manchen *Saltatoria* (WHEELER 1893) beruht sicher nur auf einer Fehlbeobachtung, hervorgerufen durch die Kleinheit des Untersuchungsobjektes, wodurch sehr leicht Bildungen,

die dicht nebeneinander gelegen sind, aufeinander bezogen werden können.

Es bleibt nun noch die Frage, ob vielleicht die äußeren Gonapophysen allein auf Extremitäten zurückzuführen seien, wie dies HANDLIRSCH (1926, 1928) meint. Dagegen ist einzuwenden, daß sich aus den Beinanlagen zwar die Styli entwickeln, diese aber dann, wie beobachtet werden konnte (HEYMONS 1899a), ohne eigenes Zutun durch sekundäres Wachstum der Hypodermis auf die Spitzen der äußeren Gonapophysen gehoben werden.

Während es demnach HEYMONS und seinen Anhängern gelungen ist, sämtliche Argumente VERHOEFFS zu widerlegen oder ihre Wertlosigkeit festzustellen, ist dies umgekehrt VERHOEFF nicht geglückt. Er vermag weder für die beiden Paare von Gonapophysen am 9. Sternit, noch für die verschiedene Lage der embryonalen Beinanlagen und der Anlagen der Gonapophysen eine glaubwürdige Erklärung auf Grund der Annahme der Extremitätennatur der Gonapophysen zu geben. Ich bin daher der Ansicht, daß der Streit um den morphologischen Wert der Gonapophysen endgültig in der Richtung entschieden ist, daß die Gonapophysen lediglich Ausstülpungen der Hypodermis im Bereiche der Geschlechtsöffnung darstellen.

Aber nicht nur die Gonapophysen der Weibchen, sondern auch die Parameren und der Penis der Männchen werden von VERHOEFF und seinen Anhängern als abdominale Extremitäten gedeutet. HEYMONS hat in seinen Arbeiten hauptsächlich auf die Widerlegung der Extremitätennatur der Gonapophysen Gewicht gelegt, doch lassen sich seine Argumente in entsprechender Weise auch auf die männlichen Geschlechtsanhänge ins Treffen führen. Weder die Gliederung, die hier sicherlich sekundär ist, noch die Versorgung mit Muskeln, noch die Verhältnisse bei den *Myriopoda* sind irgendwie beweisend. Dagegen spricht die ganz andere, viel stärker mediane Lage und die ganz andere Entwicklung der Primitivzapfen in einer unpaaren, meist tiefen, sackartigen Einsenkung der Körperoberfläche gegen eine Homologisierung mit den embryonalen Beinanlagen. Auch die weitere Differenzierung der Primitivzapfen in die medianen Peniszapfen, die zu einem unpaaren Penis verwachsen, und die lateralen Paramerenzapfen, die ihrerseits sich nochmals zu äußeren und inneren Parameren spalten können, zeigt keinerlei Ähnlichkeit mit der Entwicklung von Extremitätenanlagen. Es ist somit wohl entschieden, daß auch die männlichen Geschlechtsanhänge, Penis und Parameren, mit abdominalen Extremitäten nichts zu tun haben und lediglich Ausstülpungen der Körperoberfläche darstellen.

Es ist nun noch zu entscheiden, ob die äußeren Geschlechtsanhänge in beiden Geschlechtern homolog sind oder nicht. VERHOEFF und seine Anhänger treten scharf dafür ein, doch auch HEYMONS vermutet eine

Homologie dieser Anhänge. Sie ist jedoch ganz ausgeschlossen, da die Lage in den beiden Geschlechtern eine ganz verschiedene ist. Beim Weibchen entwickeln sich die Gonapophysen am Hinterrande des 8. und am Vorderrande des 9. Sternites, die Primitivzapfen des Männchens liegen jedoch am Hinterrande des 9. Sternites oder in der darauffolgenden Intersegmentalfalte. Außerdem ist es mir gelungen, Homologa der Primitivzapfen bei den Weibchen, deren Homologie mit denen des Männchen durch vollkommen entsprechende Lage und Entwicklung gesichert ist, in den Vulvarskleriten der *Dytiscidae* nachzuweisen, doch haben diese hier eine von den Gonapophysen ganz verschiedene, dem Penis und den Parameren entsprechende Lage. Nur die beiden Paare von Geschlechtsanhängen, die den Penis bei den *Thysanura* begleiten und am Hinterrande des 8. bzw. am Vorderrande des 9. Sternites gelegen sind, stellen vielleicht Homologa der Gonapophysen der Weibchen dar, die bei den Männchen höher stehender Insekten bereits vollständig verschwunden sind. Es sind also auch die äußeren Geschlechtsanhänge, Gonapophysen beim Weibchen, Penis und Parameren beim Männchen, einander nicht homolog.

IX. Terminologie.

Da eine Reihe der von mir benutzten Termini in der Literatur sehr verschieden verwendet wurden, lege ich, um jegliche Irrtümer auszuschließen, im folgenden die Art, wie ich sie gebrauche, fest und setze in Klammern die sonst noch in der Literatur vorkommenden Bezeichnungen.

Anhangsdrüsen (Kittdrüsen, Öldrüsen, Schmierdrüsen, accessorische Drüsen) (*adr*). Unter diesem Ausdruck fasse ich sämtliche Drüsen des weiblichen Geschlechtsapparates mit Ausnahme der Eileiterdrüsen und der Receptaculardrüse zusammen. Ihre Homologie ist noch gänzlich ungeklärt, ebenso ist es einstweilen nicht möglich, sie, wie es versucht wurde, nach ihrer Funktion weiter einzuteilen. Es dürften sich jedoch die Anhangsdrüsen einer Anzahl von Insektenordnungen (*Blattariae, Mantodea, Isoptera, Hymenoptera* [Giftapparat + alkalische Drüse], *Panorpatae, Trichoptera, Lepidoptera,* ?*Diapheromera* unter den *Phasmidae*) als homolog zusammenfassen lassen. Sie münden sämtlich im Bereiche des 9. Sternites aus und entwickeln sich auch, soweit untersucht, aus der Anlage dieses Segmentes.

Bursa copulatrix (Bursatasche, Kopulationstasche, Begattungstasche) (*bc*). Mit diesem Namen bezeichne ich sämtliche Aussackungen der Vagina mit Ausnahme des Receptaculum seminis, ganz gleichgültig, welche Funktion diese Bildung hat, da auch bisher in der Literatur keine einheitliche Auffassung darüber herrschte. Sie wurde entweder als provisorischer Aufbewahrungsort des Samens oder durch die Aufnahme eines Teiles des männlichen Kopulationsapparates bei der Begattung definiert.

Da diese beiden Aufgaben häufig ineinander übergehen, ist es nicht möglich, eine allein zur Definierung der Bursa copulatrix heranzuziehen. An eine Homologie sämtlicher Bildungen, die als Bursae copulatrices anzusprechen sind, ist wegen ihrer sehr verschiedenen Lage nicht zu denken, wenn sie auch sämtlich Differenzierungen der Vagina darstellen und daher aus der gleichen Anlage hervorgehen.

Ductus bursae (Bursastiel) (*db*). Er stellt, wo überhaupt entwickelt, die Verbindung zwischen Bursa copulatrix und Vagina her. Nur bei den *Lepidoptera* mit zwei Geschlechtsöffnungen wird leider ein anderer Gang, nämlich die Verbindung der Bursa copulatrix mit der vorderen Geschlechtsöffnung (Bursaöffnung) als Ductus bursae bezeichnet, während die Verbindung mit der Vagina Ductus seminalis genannt wird. Diese Bezeichnung ist aber eine so allgemeine, daß ich mich nicht entschließen konnte, neue, unbekannte Termini dafür einzuführen.

Ductus receptaculi (Spermadukt, Ausführungsgang des Receptaculum seminis, Samengang) (*dr*). Er stellt die Verbindung zwischen dem eigentlichen, samenspeichernden Teil des Receptaculum seminis, der Samenkapsel, und der Vagina her.

Ductus seminalis (Samengang, Canalis seminalis) (*ds*). Dieser Gang, oft nur eine Rinne im Ductus receptaculi oder in der Vagina, stellt eine besondere Verbindung her zwischen der Samenkapsel und der Stelle im Eiergang oder in der Vagina, wo die Befruchtung stattfindet. Er ist nur vereinzelt entwickelt und dient zur Weiterleitung des Samens aus der Samenkapsel für die Befruchtung. Bei den *Lepidoptera* mit doppelter Geschlechtsöffnung wird leider ein anderer Gang ganz allgemein mit diesem Namen bezeichnet, nämlich die Verbindung der Bursa copulatrix mit der Vagina, die sonst als Ductus bursae bezeichnet wird (siehe diesen). Es nehmen also die *Lepidoptera* mit doppelter Geschlechtsöffnung hinsichtlich der Bezeichnungen Ductus bursae und Ductus seminalis eine Sonderstellung gegenüber den anderen Insekten ein.

Eiergang (unpaarer Ovidukt, unpaarer Eileiter, Oviductus communis, Uterus, Vagina, Gonodukt) (*eig*). Er stellt den vordersten, ektodermalen Abschnitt des unpaaren Ausführungsganges der Ovarien dar und entwickelt sich stets aus der Anlage des 7. Segmentes, ist daher bei sämtlichen Insekten homolog. Sehr häufig läßt er sich jedoch von der Vagina nicht unterscheiden und wird dann in diese einbezogen.

Eileiterdrüsen. Diese stellen Drüsen dar, die in die Ovidukte münden.

Genitalraum (Vagina, Genitaltasche) (*gr*). So wird die mächtig entwickelte Intersegmentalfalte zwischen 7. und 8. Sternit bei den *Blattaeformia* bezeichnet. Die folgenden Sternite (8. und 9.) sind dadurch von der Oberfläche abgerückt und liegen in der Dorsalwand des Genitalraumes. Vielfach hat man bei den *Panorpatae* und *Trichoptera* die etwas vergrößerte Intersegmentalfalte zwischen 8. und 9. Sternit, in die die

Vagina, der Ductus receptaculi und die Anhangsdrüsen münden, ebenfalls so bezeichnet. Abgesehen von der anderen Lage, die einen neuen Terminus erheischen würde, ist aber diese Bildung keine so auffallende, daß eine besondere Bezeichnung notwendig wäre.

Genitaltasche (*gt*). Sie stellt den hintersten, nur selten entwickelten Abschnitt des unpaaren Ausführungsganges der Ovarien dar. Sie entwickelt sich aus der Anlage des 9. Segmentes, ist jedoch nur bei der Larve erkennbar. Bei der Imago ist sie vollständig mit der Vagina verschmolzen und von dieser nicht mehr zu trennen.

Gonapophysen (Ovipositoren) (*gp*). Es sind dies lange, stabförmige Anhänge des 8. und 9. Sternites, die sich zum Legesäbel zusammenschließen. Bei voller Entwicklung treten sie in drei Paaren auf. Die vorderen Gonapophysen (gp_1) gehören dem 8. Sternite an und stehen an seinem Hinterrande. Die inneren (gp_2) und äußeren (gp_3) Gonapophysen gehören dem 9. Sternite an und sitzen nahe seinem Vorderrande, die inneren mehr median, die äußeren stärker lateral. Die vorderen und inneren Gonapophysen bilden meist den eigentlichen Legesäbel, während die äußeren, oft etwas anders gestalteten, zum Schutze dienen.

Legeapparat. Unter diesem Ausdruck fasse ich sämtliche der Eiablage dienenden Differenzierungen des Abdomens zusammen. Man kann die Legeröhre (Modifikation der Segmente) und den Legesäbel oder Stachel (aus Anhängen der Segmente gebildet) unterscheiden.

Legeröhre (Legesäbel, Legebohrer, Ovipositor, Terebra). Sie stellt eine besondere Modifikation der Segmente des Abdomenendes dar. Das 9. Segment ist röhrenförmig (Hinterröhre) und durch eine lange Intersegmentalmembran (Vorderröhre) mit dem 8. Segment verbunden. Bei der Eiablage kann die in der Ruhe meist im Abdomen verborgene Legeröhre weit vorgestülpt werden. Bei einigen *Neuropteroidea* kommt es durch auffällige Verlängerung der Hälften des 9. Sternites ebenfalls zur Bildung einer Legeröhre, die jedoch starr ist und nicht rückgezogen werden kann.

Legesäbel (Legestachel, Legebohrer, Ovipositor, Terebra, Coda). Er stellt eine besondere Vorrichtung zur Eiablage dar, gebildet aus zwei oder drei Paaren von meist stabförmigen Anhängen des 8. und 9. Sternites (Gonapophysen), die sich fest zu einem einheitlichen Gebilde zusammenlegen. Bei den höheren *Hymenoptera* ist er in eine Höhlung des Abdomens rückziehbar, dient dann hauptsächlich als Waffe, weniger zur Eiablage und wird als Stachel bezeichnet.

Ovidukte (Eileiter, Eiergänge, Uteri, Gonodukte) (*ovd*). So bezeichne ich die paarigen, ursprünglich mesodermalen, aus den Genitalsträngen sich entwickelnden vordersten Abschnitte der Ausführungswege der Ovarien.

Receptaculardrüse (Anhangsdrüse des Receptaculum seminis) (*rdr*). Sie stellt eine in die Samenkapsel oder den Ductus receptaculi, sehr selten

gesondert in die Vagina mündende Drüse dar, die in enger Beziehung zum Receptaculum seminis steht.

Receptaculum seminis (Spermatheka, Samenblase, Samenkapsel, Samenreservoir) (*rs* + *dr*). Es ist dies ein der Samenaufbewahrung dienender Anhang der Vagina. Ich fasse unter diesem Ausdruck Samenkapsel und Ductus receptaculi zusammen.

Samenkapsel (*rs*). So bezeichne ich den eigentlichen, der Aufbewahrung des Samens dienenden, meist erweiterten Teil des Receptaculum seminis, der durch den Ductus receptaculi, gelegentlich auch direkt mit der Vagina in Verbindung steht.

Stachel. Wenn der Legesäbel in der Hauptsache nicht mehr zur Eiablage, sondern als Waffe dient und dann in der Ruhe im Abdomen verborgen liegt, wird er als Stachel bezeichnet.

Styli (Griffel) (*sty*). Es sind dies kleine, paarige, zapfenförmige Anhänge am Hinterrande des 9. Sternites, die den Styli der Thorakalbeine niederer Insekten homolog sind. Wenn äußere Gonapophysen und Styli gleichzeitig entwickelt sind, sitzen die Styli an der Spitze der äußeren Gonapophysen.

Subgenitalplatte (Ovivalvula). So wird jedes zum Schutze der Geschlechtsöffnung über diese nach hinten vorgezogene Sternit bezeichnet.

Uterus. Diesen in der Literatur sehr häufig und ganz verschieden angewandten Ausdruck habe ich gänzlich vermieden, da ein besonderer als richtiger Uterus funktionierender Abschnitt des unpaaren Ausführungsganges der Ovarien nie auftritt. Nur in seltenen Fällen kann die Vagina oder die Bursa copulatrix eine dem Uterus entsprechende Funktion (die sich entwickelnden Eier und Larven zu bergen) erhalten.

Vagina (Scheide, unpaarer Ovidukt, gemeinsamer Ovidukt, Oviductus communis, Eiergang, Uterus, Gonodukt) (*vg*). Es ist dies der meist am stärksten entwickelte Abschnitt des unpaaren Ausführungsganges der Ovarien, der sich aus der Anlage des 8. Segmentes differenziert. Da sich häufig der Eiergang und, wenn entwickelt, auch die Genitaltasche von der Vagina nicht unterscheiden lassen, werden sie in diesem Falle in die Vagina einbezogen.

Vestibulum (*vest*). Mit diesem Ausdrucke wird eine Erweiterung der in diesem Falle ziemlich engen Vagina bezeichnet.

Vulva. So wird gelegentlich die Intersegmentalfalte genannt, in der die Geschlechtsöffnung gelegen ist.

X. Der Bau der weiblichen Geschlechtsausführwege und der äußeren Geschlechtsanhänge der Insekten.

Da es bis heute noch an einer eingehenden, einheitlichen Bearbeitung des weiblichen Geschlechtsapparates und seiner Anhänge fehlt, habe ich mich bemüht, im folgenden eine solche zu geben. Vor mir machte bereits

Berlese (1909) den gleichen Versuch, doch sind ihm dabei zahlreiche Fehler unterlaufen. So gibt er in einer Reihe von Fällen eine falsche Lage der Geschlechtsöffnung an, veranlaßt durch seine eigenartige Zählung der Abdominalsegmente[1]. Seine Angaben hinsichtlich der Geschlechtsausführgänge sind überaus lückenhaft und stützen sich vielfach auf alte Untersuchungen, ohne die neueren, die dem Verfasser offenbar unbekannt geblieben sind, zu berücksichtigen. Ebenso kann man seinen Versuch, die verschiedene Ausbildung des Abdomens und seiner Anhänge im Bereiche der weiblichen Geschlechtsöffnung in sechs Gruppen zu teilen, sowie die drei verschiedenen Arten der Zuordnung der Gonapophysen zu den Sterniten der Genitalregion nur als gänzlich verfehlt bezeichnen, wie sich aus diesem Kapitel von selbst ergeben wird. Ich bin daher nur dort auf Berlese eingegangen, wo das Resultat nicht ein rein negatives gewesen wäre, sondern sich wenigstens ein gewisses positives Ergebnis daraus erzielen ließ.

Ganz ähnlich liegt es mit der Arbeit von Newell (1918) über die Geschlechtsanhänge der Insekten in beiden Geschlechtern. Abgesehen davon, daß die Gonapophysen mit Penis und Parameren homologisiert werden, was ich schon oben widerlegte, und daß sämtliche Bildungen als Abdominalbeine gedeutet werden, macht Newell auch ganz falsche Angaben über das Auftreten von Gonapophysen im weiblichen Geschlecht. So sollen bei manchen weiblichen *Coleoptera* alle oder doch einzelne Gonapophysenpaare entwickelt sein usw., ohne daß irgendwelche Beweise dafür erbracht würden. Noch verwirrender sind seine Angaben über das Auftreten von drei Paaren von Geschlechtsanhängen bei den Männchen, wo es vielfach z. B. bei den *Coleoptera* ganz unverständlich bleibt, was unter dem dritten Paare zu verstehen ist, wenn man schon die Deutung von Penis und Parameren als die beiden anderen Paare einstweilen hinnimmt. Außerdem werden die Cerci als viertes Paar den Geschlechtsanhängen zugerechnet. Da die Angaben Newells sich, soweit sie von dem Bekannten abweichen, wie ein einfacher Vergleich ergibt, durchwegs als vollkommen falsch und unhaltbar erweisen, bin ich im folgenden überhaupt nicht mehr darauf eingegangen.

Ich habe mich bemüht, die Literatur, soweit es nur möglich war, zu berücksichtigen, doch ist es ganz ausgeschlossen, hier Vollständigkeit zu erzielen. Ich glaube aber, wenigstens die wesentliche Literatur ziemlich ausnahmslos erfaßt zu haben, so daß in der folgenden Zusammenstellung keine nennenswerten Fehler sich finden werden.

In der Anordnung halte ich mich an das von Handlirsch (1926) gegebene System. Hinsichtlich der Segmentzählung bin ich beim alten ge-

[1] Darauf will ich in der nächsten Zeit in einer gesonderten Arbeit zu sprechen kommen, da die Behandlung dieser Frage in der vorliegenden Arbeit diese noch mehr ausgedehnt haben würde.

blieben und habe den Versuch BERLESES (1909), sie für einzelne Insektenordnungen zu ändern, unberücksichtigt gelassen.

Apterygogenea.

1. *Thysanura* (Abb. 51).

Bei *Lepisma saccharina* L. vereinigen sich nach HEYMONS (1897a) die beiden Ovidukte zu einer kurzen Vagina, die hinter dem 8. Sternit mündet. Das Vorderende der Vagina ist dorsal über die Eintrittsstelle der Ovidukte zu einer Tasche verlängert, die als Receptaculum seminis dient. Außerdem finden sich noch zwei seitlich gelegene Anhangsdrüsen. Einen ähnlichen Bau zeigt *Lepismina*, während bei *Nicoletia* nur eine unpaare Anhangsdrüse vorhanden ist. Bei *Machilis* fehlen sowohl die Anhangsdrüsen als auch die vordere Verlängerung der Vagina (BERLESE 1909, DEEGENER 1928). Nach IMMS (1925) fehlt dagegen bei *Machilis* die Vagina vollständig und die paarigen Ovidukte vereinigen sich lediglich zu einer

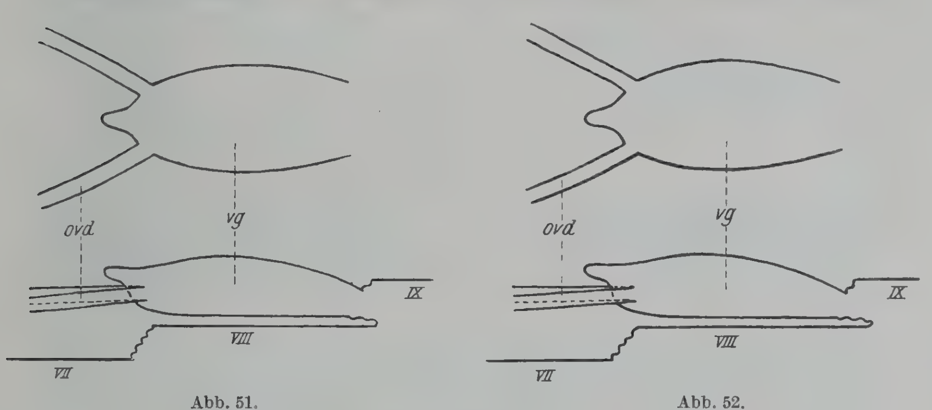


Abb. 51. Abb. 52.

Abb. 51. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Thysanura*. *VII, VIII, IX.* 7., 8., 9. Sternit, *ovd* Ovidukte, *vg* Vagina. — Abb. 52. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Entotrophi*. *VII, VIII, IX.* 7., 8., 9. Sternit, *ovd* Ovidukte, *vg* Vagina.

unpaaren Geschlechtsöffnung. Wahrscheinlich hat jedoch IMMS irrtümlich die Vagina bereits zur Intersegmentalfurche gerechnet.

Es sind immer zwei Paare vielgliedriger Gonapophysen vorhanden, die dem 8. und 9. Segment angehören und sich zu einem langen Ovipositor zusammenlegen. Styli treten am 8. und 9. Segment auf, bei *Machilis* auch auf den vorderen Abdominalsegmenten.

2. *Entotrophi* (Abb. 52).

Die Genitalorgane der *Entotrophi* sind sehr einfach gebaut. Die Ovidukte vereinigen sich zu einer kurzen Vagina mit dorsalem Divertikel, die hinter dem 8. Sternit ausmündet. Irgendwelche Anhangsorgane, sowie Gonapophysen fehlen, ebenso in der Genitalregion die Styli (BERLESE 1909, HANDLIRSCH 1924, DEEGENER 1928). IMMS (1925) fand auch hier keine Vagina, der Grund ist vermutlich der gleiche wie der bei den *Thysanura* angegebene.

3. *Protura* (Abb. 53).

Die weibliche Geschlechtsöffnung ist bei der Gattung *Protapteron*, die wohl mit Unrecht von den neueren Forschern mit der Gattung *Eosentomon* ver-

einigt wurde, paarig. Die beiden Mündungen liegen hinter dem 8. Sternit, ziemlich weit seitlich und führen in die beiden Ovidukte. Diese besitzen etwa in der Mitte ihres Verlaufes je eine taschenartige seitliche Aussackung, die sich in eine engere schlauchartige vordere und in eine weitere hintere Abteilung gliedert. Diese wird von SCHEPOTIEFF (1910a) als Receptaculum seminis, jene als Bursa copulatrix gedeutet. Bei sämtlichen anderen *Protura* verschmelzen die Ovidukte zu einer kurzen unpaaren Vagina, die hinter dem 11. Segment ausmünden soll (SCHEPOTIEFF 1910b, HANDLIRSCH 1924, IMMS 1925, DEEGENER 1928). Ein besonderer, bei Männchen und Weibchen ähnlich gebauter sogenannter Kopulationsapparat entspricht nach HANDLIRSCH (1924) vielleicht modifizierten Cerci. Gonapophysen fehlen.

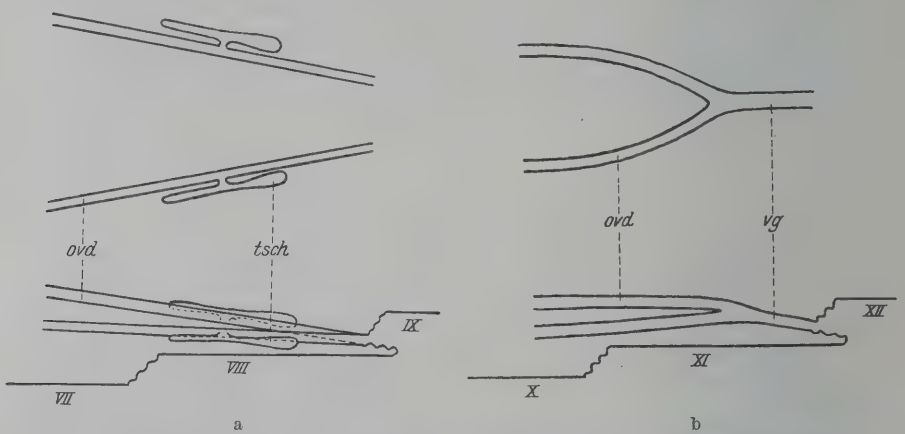


Abb. 53. Schemata des weiblichen Geschlechtsapparates der *Protura*. a. mit paariger Geschlechtsöffnung (*Protapteron*), b. mit einfacher Geschlechtsöffnung, *VII, VIII, IX, X, XI, XII.* 7., 8., 9., 10., 11., 12. Sternit, *ovd* Ovidukte, *tsch* Taschen der Ovidukte, *vg* Vagina.

4. *Collembola* (Abb. 54).

Die kurzen Ovidukte vereinigen sich zu einer ebenfalls ziemlich kurzen Vagina, die nach BERLESE (1909) hinter dem 8. Sternit, nach DEEGENER (1928) aber auf dem 5. Sternit ausmündet. Bei den *Aphoruridae* läßt sich nach DEEGENER (1928) ein kurzer Eiergang von der Vagina unterscheiden. Bei *Tomocerus plumbeus* L. hat die Vagina knapp hinter der Einmündung der Ovidukte eine ventrale unpaare Aussackung, die von SCHNEIDER (1885) als Receptaculum seminis, von DEEGENER (1928) aber als Bursa copulatrix gedeutet wird. Ein ebensolches zweilappiges Anhangsorgan besitzen die *Poduridae*. Auch bei den *Aphoruridae* wird ein Anhang der Vagina als Receptaculum seminis gedeutet, seine Lage jedoch nicht genau angegeben (DEEGENER 1928). Gonapophysen fehlen (HANDLIRSCH 1924).

Pterygogenea.

A. Ephemeroidea.

Ephemerida (Abb. 55).

Die Geschlechtsausführwege der *Ephemerida* sind vollkommen paarig und bestehen lediglich aus den mesodermalen Ovidukten. Die paarige Geschlechtsöffnung liegt hinter dem 7. Sternit am Grunde der Intersegmentalfalte (PALMÉN 1884). Diese ist in den meisten Fällen in keiner Weise besonders ausgebildet. Bei

einigen Arten der Gattung *Heptagenia* (*venosa* ETN. usw.) kommt es jedoch zu gewissen Differenzierungen (PALMÉN 1884). Der Hinterrand des 7. Sternites ist entweder in seiner ganzen Breite oder vor allem in der Mitte lamellenartig vorgezogen, reicht so bis auf die Mitte des 8. Sternites (Ovivalvula) und schließt die Intersegmentalfurche stärker von der Außenwelt ab. Die Intersegmentalfalte selbst ist stärker vertieft und besitzt auf ihrer Dorsalwand einen Längswulst, der das Lumen bis zu einem gewissen Grade in zwei Hälften teilt. In der Ventralwand der Intersegmentalfurche finden sich in der Nähe der Oviduktmündungen manchmal zwei von starkem Chitin ausgekleidete Taschen, die von PALMÉN (1884) als Bursae copulatrices oder Receptacula seminis gedeutet werden. Bei *Siphlurus lacustris* ETN. endlich ist nach DRENKELFORT (1910) die Differenzierung noch weiter fortgeschritten. Die Ovivalvula ist wenig entwickelt, dagegen finden sich in der Nähe der Oviduktmündungen die beiden schon bei *Heptagenia venosa* ETN. gefundenen Taschen wieder, die hier lediglich als Bursae copulatrices dienen, und

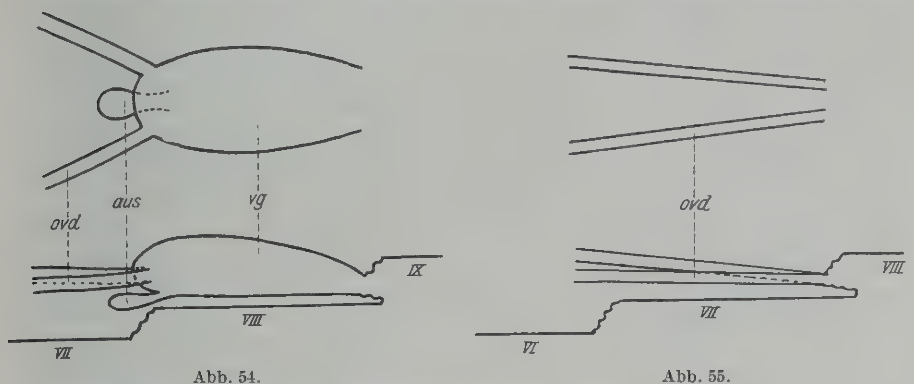


Abb. 54. Abb. 55.

Abb. 54. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Collembola*. *VII*, *VIII*, *IX* 7., 8., 9. Sternit, *aus* ventrale Aussackung der Vagina, *ovd* Ovidukte, *vg* Vagina. — Abb. 55. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Ephemerida*. *VI*, *VII*, *VIII* 6., 7., 8. Sternit, *ovd* Ovidukte.

außerdem ist das Vorderende der Intersegmentalfurche in der Mitte zu einer langen sackförmigen Tasche ausgezogen, die sich nach hinten und oben umschlägt und als unpaares Receptaculum seminis dient. Bursae copulatrices sowie Receptaculum seminis haben natürlich keinerlei Beziehung zu den gleichgenannten Gebilden bei höheren Insekten. Gonapophysen fehlen vollständig.

B. Libelluloidea.

Odonata (Abb. 56).

Die Vagina der *Odonata* ist kurz und weit, in ihr Vorderende münden die Ovidukte. TILLYARD (1917), der die Vagina als Spermatheka oder Bursa bezeichnet, weil bei der von ihm untersuchten Form *Petalura gigantea* LEACH. ein Receptaculum seminis offenbar fehlt und daher die Vagina von Sperma erfüllt ist, gibt an, daß die Vagina von einem vorspringenden Chitinring versteift wird. Vorn in die Dorsalwand der Vagina mündet nach FENARD (1897), dem auch BERLESE (1909) und DEEGENER (1928) folgen, ein kugeliges gestieltes Anhangsorgan und außerdem seitlich etwas weiter hinten zwei keulenförmige Taschen. Nach TILLYARD (1917) fehlt bei der *Petalura gigantea* LEACH das unpaare Anhangsorgan und die paarigen Taschen vereinigen sich auf der Dorsalseite zu einem kurzen unpaaren Ausführungsgang, der auf der Dorsalseite der Vagina mündet. Sämt-

liche Anhangsorgane sind mit dickem Chitin ausgekleidet. Ihre Deutung ist eine sehr verschiedene. FENARD (1897) hält das unpaare gestielte Anhangsorgan für eine Kopulationstasche, BERLESE (1909) lediglich für ein Divertikel der Vagina, während DEEGENER (1928) überhaupt keine Deutung hierfür gibt. Die beiden paarigen Taschen werden von FENARD (1897), BERLESE (1909) und DEEGENER (1928) als Receptacula seminis gedeutet, von TILLYARD (1917) aber als accessorische Säcke (accessory sacs). Der Vergleich mit höheren Insekten läßt bei der Unsicherheit aller anderen Deutungen wohl keinen Zweifel, daß das unpaare gestielte Anhangsorgan als Receptaculum seminis zu deuten ist, zumal gerade bei seinem Fehlen die Vagina von Sperma erfüllt ist (TILLYARD 1917), also offenbar dessen Stelle vertritt, während die beiden keulenförmigen Taschen wohl als Anhangsdrüsen zu deuten sind. Die Geschlechtsöffnung liegt am entwickelten Tier in der Intersegmentalfurche hinter dem 8. Sternit, nach VAN DER WEELE (1906) soll diese Stellung jedoch sekundär sein. Nach ihm bildet sich die weibliche Geschlechtsöffnung wie die männliche auf der Mitte des 9. Sternites und rückt erst im Laufe der Entwicklung an den Vorderrand. Die Abbildungen, die VAN DER WEELE jedoch gibt, zeigen die weibliche Geschlechtsöffnung immer bereits ziemlich nach dem Vorderrande des 9. Sternites, so daß ich eher glaube, es handle sich um eine geringfügige Verschiebung der weiblichen Geschlechtsöffnung auf das 9. Sternit während der Entwicklung. Auch BERLESE (1909) gibt an, daß die weibliche Geschlechtsöffnung bei *Aeschna grandis* L. auf der Mitte des 9. Sternites liege, doch zeigen seine Abb. 343 A und B (S. 300) unzweideutig, daß die beiden Platten, die er als die vordere Hälfte des 9. Sternites ansieht, lediglich basale Abgliederungen des vorderen Gonapophysen sind, wie sie auch MEISENHEIMER (1921) bei *Calopteryx* beschreibt, und daher zum 8. Sternit gehören. Noch klarer wird das beim Betrachten der BERLESEschen Abb. 360 A und B (S. 308) über die Entwicklung der Gonapophysen von *Aeschna grandis* L., wo deutlich zu sehen ist, daß keinerlei Teile des 9. Sternites vor der Ursprungsstelle des vorderen Gonapophysenpaares liegen. Ein Vergleich mit Abb. 357 (S. 308) zeigt zugleich, daß BERLESE genau die gleichen Stücke, die er bei *Aeschna grandis* L. als vordere Teile des 9. Sternites deutet, bei *Caloptenus italicus* L., einer Acridiide, als Basalglieder der vorderen Gonapophysen, also zum 8. Sternit gehörig, auffaßt.

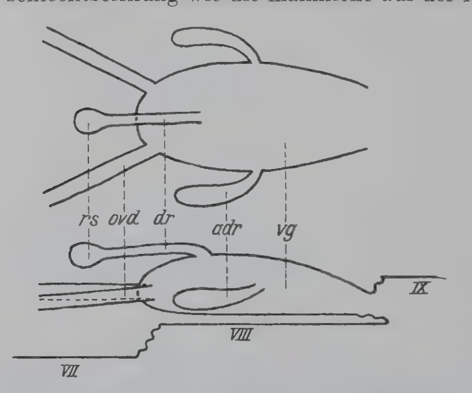


Abb. 56. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Odonata*. *VII*, *VIII*, *IX* 7., 8., 9. Sternit, *adr* Anhangsdrüsen, *dr* Ductus receptaculi, *ovd* Ovidukte, *rs* Receptaculum seminis, *vg* Vagina.

Die weibliche Geschlechtsöffnung ist umstellt von drei Paaren von Gonapophysen. Diese sind mäßig groß, die vorderen und inneren von der Form flacher, zugespitzter, etwa schwertförmiger Zapfen, die seitlichen sind ihrer ganzen Länge nach mit dem 9. Sternit verwachsen und machen daher ungefähr den Eindruck von Längsfalten. An ihrer Spitze können Styli sitzen. Der eigentliche Legesäbel wird nach KOLBE (1893) von den vorderen und inneren Gonopophysen gebildet, die jederseits durch Grat und Nut fest miteinander verbunden sind. Dieser Legesäbel liegt zwischen den beiden äußeren, deckenden Gonapophysen dem 9. Sternit an.

Bei den *Zygoptera* sind die Gonapophysen immer wohlentwickelt und die Styli vorhanden. Bei den *Anisoptera* tritt nach VAN DER WEELE (1906) eine allmähliche Reduktion der Gonapophysen ein. Bei den *Aeschninae* sind die Verhältnisse noch ähnlich wie bei den *Zygoptera*, bei den *Petalurinae* sind die äußeren Gonapophysen bereits stark reduziert und die Styli klein. In den Unterfamilien *Cordulegastrinae*, *Gomphinae*, *Cordulinae* und *Libellulinae* fehlen die Styli bereits ganz und die Reduktion der Gonapophysen schreitet fort, und zwar zuerst die der äußeren, dann die der inneren und schließlich die der vorderen. Am weitesten ist die Reduktion bei der Gattung *Libellula* fortgeschritten. Bei *Libellula depressa* L. sind die vorderen Gonapophysen verwachsen und sehr stark reduziert. Am 9. Sternit finden sich noch Rudimente der inneren Gonapophysen, die äußeren sind gänzlich geschwunden.

C. Perlariae (Abb. 57).

Die Vagina ist bei den *Perlariae* immer wohlentwickelt und stellt eine weite halbkugelige bis zylindrische Tasche vor, die in die Intersegmentalfalte hinter dem 8. Sternit mündet. Nur bei der Gattung *Taeniopteryx* ist nach KLAPÁLEK (1896) die Geschlechtsöffnung auf die Fläche des 8. Sternites verschoben. Die Ovidukte münden meist getrennt nahe dem Vorderende der Vagina, manchmal ist jedoch ein besonderer Eiergang ausgebildet. KLAPÁLEK (1896) gibt ihn für *Chloroperla grammatica* SCOP., wo er aber in der Abbildung nicht zu erkennen ist, und für *Taeniopteryx trifasciata* PICT. an. Hier ist er auch in der Abbildung deutlich zu erkennen. Da aber bei der zweiten untersuchten Art der Gattung, *Taeniopteryx nebulosa* L., sich ein solcher Eiergang nicht findet, seine Ausbildung also sehr wenig konstant ist, halte ich es noch für zweifelhaft, ob dieses Gangstück tatsächlich dem Eiergange bei höheren Formen (*Coleoptera* usw.) homolog ist oder nicht doch nur eine Verschmelzung der Endteile der Ovidukte darstellt. Ein Receptaculum seminis ist nach KLAPÁLEK (1896) mit Ausnahme von *Capnia nigra* PICT. überall nachgewiesen und liegt auf der Dorsalseite der Vagina. Es ist meist ziemlich weit, kugelig oder eiförmig und sitzt entweder dem hinteren Teile der Vagina direkt auf ohne Zwischenschaltung eines Ausführungsganges (*Dictyopteryx microcephala* PICT.) oder ist mit ihr durch einen Stiel verbunden. Dieser ist entweder scharf von der Samenkapsel abgesetzt (*Chloroperla grammatica* SCOP., *Nemura variegata* OLIV., *Taeniopteryx trifasciata* PICT.) oder geht allmählich in diese über (*Leuctra cylindrica* D. G., *Leuctra nigra* OLIV.), wobei im zweiten Falle das Receptaculum seminis auf das Vorderende der Vagina verschoben erscheint und der Ausführungsgang vollkommen mit der Vagina verwachsen ist. Bei *Isopteryx tripunctata* PICT. stellt das Receptaculum seminis einen langen, dünnen, aufgeknäuelten, am Ende etwas erweiterten Gang dar, bei *Nemura inconspicua* PICT. ist es ein dicker, gewundener, der Vagina aufliegender Schlauch, während bei *Taeniopteryx nebulosa* L. das Receptaculum seminis ungestielt ist und außerdem einen weiten, schlauchförmigen Anhang besitzt. Immer aber mündet das Receptaculum seminis ziemlich nahe der Mündung der Vagina. Eine Bursa copulatrix ist bis jetzt nur bei *Nemura variegata* OLIV. beobachtet und stellt einen weiten, dünnwandigen, auf der Dorsalseite des Vorderendes der Vagina gelegenen Sack vor. Drüsen sind nur bei wenigen Arten beobachtet. Bei *Dictyopteryx microcephala* PICT. sitzen auf der Ventralseite der Vagina gegenüber der Mündung des Receptaculum seminis acht kurze Drüsenschläuche, die KLAPÁLEK (1896) für Schleimdrüsen hielt und die vielleicht den Anhangsdrüsen höherer Formen entsprechen. Bei *Chloroperla grammatica* SCOP. finden sich am Ductus receptaculi eine Anzahl von kurzen, oft gegabelten Drüsen mit engen Ausführungsgängen, die vielleicht eine ähnliche Funktion haben wie die Receptaculardrüsen bei höheren Formen.

Ob diese Drüsen aber den gleich gelegenen bei höheren Formen homolog sind, halte ich bei dem vereinzelten Auftreten derselben bei den *Perlariae* noch für sehr zweifelhaft.

Die Geschlechtsöffnung wird bei vielen Formen durch eine Subgenitalplatte verdeckt, die eine Verlängerung eines der vorhergehenden Sternite darstellt. In den allermeisten Fällen bildet das 8. Sternit die Subgenitalplatte und kann bis

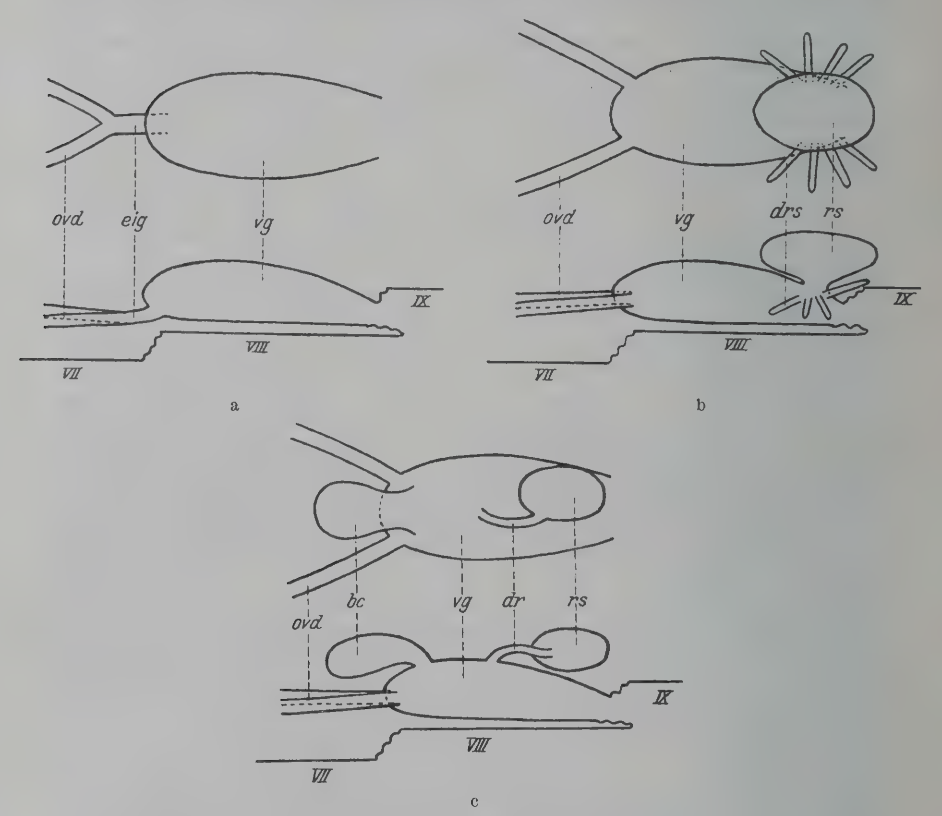


Abb. 57. Schemata des weiblichen Geschlechtsapparates der *Perlariae*. a mit Eiergang und ohne Receptaculum seminis, b mit ungestieltem Receptaculum seminis und Receptaculardrüsen, c mit gestieltem Receptaculum seminis und Bursa copulatrix. *VII*, *VIII*, *IX* 7., 8., 9. Sternit, *bc* Bursa copulatrix, *dr* Ductus receptaculi, *drs* ? Receptaculardrüsen, *eig* Eiergang, *ovd* Ovidukte, *rs* Receptaculum seminis, *vg* Vagina.

fast an den Hinterrand des 9. Sternites reichen, z. B. *Dictyopteryx microcephala* Pict. Meist ist sie viel weniger stark entwickelt, oft kaum vorgezogen, ihr Hinterrand kann verschieden geformt sein. Nur bei der Gattung *Nemura* wird die Subgenitalplatte vom 7. Sternit gebildet, das am Hinterrande stumpf dreieckig vorgezogen ist. Dieser Fortsatz liegt in einer Vertiefung des 8. Sternites und reicht bis an dessen Hinterrand. Bei der Gattung *Taeniopteryx* fehlt zugleich mit der abweichenden Lage der Geschlechtsöffnung auch eine Subgenitalplatte (Klapálek 1896). Palmén (1884) nennt die Subgenitalplatte Ovivalvula und homologisiert sie mit der gleichbenannten Platte der *Ephemerida*. Diese ist aber nur der Subgenitalplatte bei der Gattung *Nemura* homolog, da diese ebenfalls dem 7. Ster-

nit angehört. Die Subgenitalplatte der übrigen *Perlariae* wird aber vom 8. Sternit gebildet und ist der der *Ephemeridea* und der Gattung *Nemura* nur homonom.

Äußere Geschlechtsanhänge (Gonapophysen), sowie Styli fehlen nach KLAPÁLEK (1896) vollkommen, nach WALKER (1919) soll nahe dem Hinterrande der Subgenitalplatte manchmal ein Paar von Fortsätzen sitzen, die er mit den äußeren Gonapophysen in Beziehung zu bringen sucht, was aber schon deshalb unmöglich ist, da die äußeren Gonapophysen ja am 9. Segment auftreten.

D. Embiodea (Abb. 58).

Die Kenntnis über den Bau der weiblichen Geschlechtsorgane der *Embiodea* ist noch äußerst gering. Die weibliche Geschlechtsöffnung liegt nach den übereinstimmenden Angaben sämtlicher Untersucher hinter dem 8. Segment. Nach MELANGER (1903) ist bei *Embia texana* MEL. eine kurze unpaare Vagina entwickelt, in die die paarigen Ovidukte einmünden. Ein mächtiges Receptaculum seminis öffnet sich mit etwas gedrehtem Ausführungsgang in die Vagina. Anhangsdrüsen sind nicht vorhanden. Gonapophysen und Styli fehlen vollkommen.

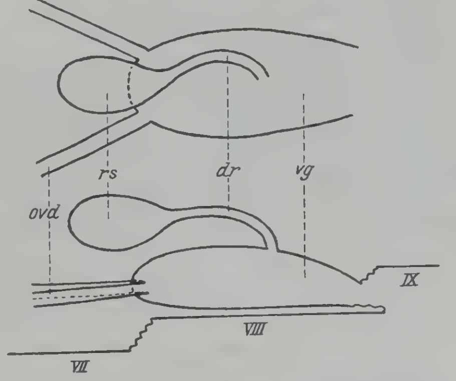


Abb. 58. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Embiodea*. *VII*, *VIII*, *IX* 7., 8., 9. Sternit, *dr* Ductus receptaculi, *ovd* Ovidukte, *rs* Receptaculum seminis, *vg* Vagina.

E. Orthoptera.

1. Saltatoria (Abb. 59).

Die weibliche Geschlechtsöffnung der *Saltatoria* liegt hinter dem 8. Sternit und führt in eine schlauchförmige, oft nur kurze (*Apotettix* nach HARMAN 1925) Vagina. In ihr Vorderende münden die beiden, meist ziemlich weiten und kurzen, manchmal aber auch langen und dünnen (*Liogryllus campestris* L. nach BERLESE 1909) Ovidukte. Diese sind bei den *Acrydiodea* nach FENARD (1896, 1897) über die Einmündungsstelle der Ovarialschläuche nach vorn zu einem ziemlich weiten, gewundenen, vorn blind geschlossenen Kanal verlängert, der als Drüse dient und ein Sekret absondert, das die Eier zu Ballen verkleben soll (IMMS 1925). Bei *Myrmecophila*, zu den *Gryllodea* gehörig, sind nach SCHIMMER (1909) die Ovidukte und die Vagina in Falten gelegt und von einer kräftigen Muscularis umhüllt. Außerdem findet sich hier eine sonst immer fehlende Bursa copulatrix in Form eines dorsalen Divertikels der Vagina, das mit dieser durch einen senkrechten Spalt in Verbindung steht. Nach SCHIMMER (1909) würde auch der hinterste Teil der Vagina zur Bursa copulatrix zu rechnen sein, so daß also die Vagina in die Bursa copulatrix und diese erst in den Legesäbel münden würde. Da die Bursa copulatrix der Insekten aber lediglich eine Differenzierung der Vagina darstellt und in vielen Fällen von dieser nicht scharf abgesetzt ist, halte ich es für vorteilhafter, lediglich den dorsalen Blindsack als Bursa copulatrix zu bezeichnen, wie das auch bei allen übrigen Insekten geschehen ist. Die Bursa copulatrix ist von besonders starkem Chitin ausgekleidet.

Ein Receptaculum seminis ist immer vorhanden. Bei den *Locustoidea* schwankt die Gestalt je nach der Gattung, der Ausführungsgang ist meist dick, kurz und gerade und mündet dorsal in die Vagina (BERLESE 1909). Bei *Locusta*

viridissima L. ist nach LEYDIG (1859) das Receptaculum seminis nur klein, der Ausführungsgang von einer dicken Chitinschichte ausgekleidet. Bei *Myrmecophila* ist es groß, eiförmig, mit langem dünnem Stiel, der hinter der Bursa copulatrix in die Dorsalwand der Vagina nahe ihrer Mündung in den Legesäbel mündet. Eine Receptaculardrüse fehlt, doch ist der Anfangsteil des Ausführungsganges (am Receptaculum seminis) drüsig und scharf vom nicht drüsigen Teil

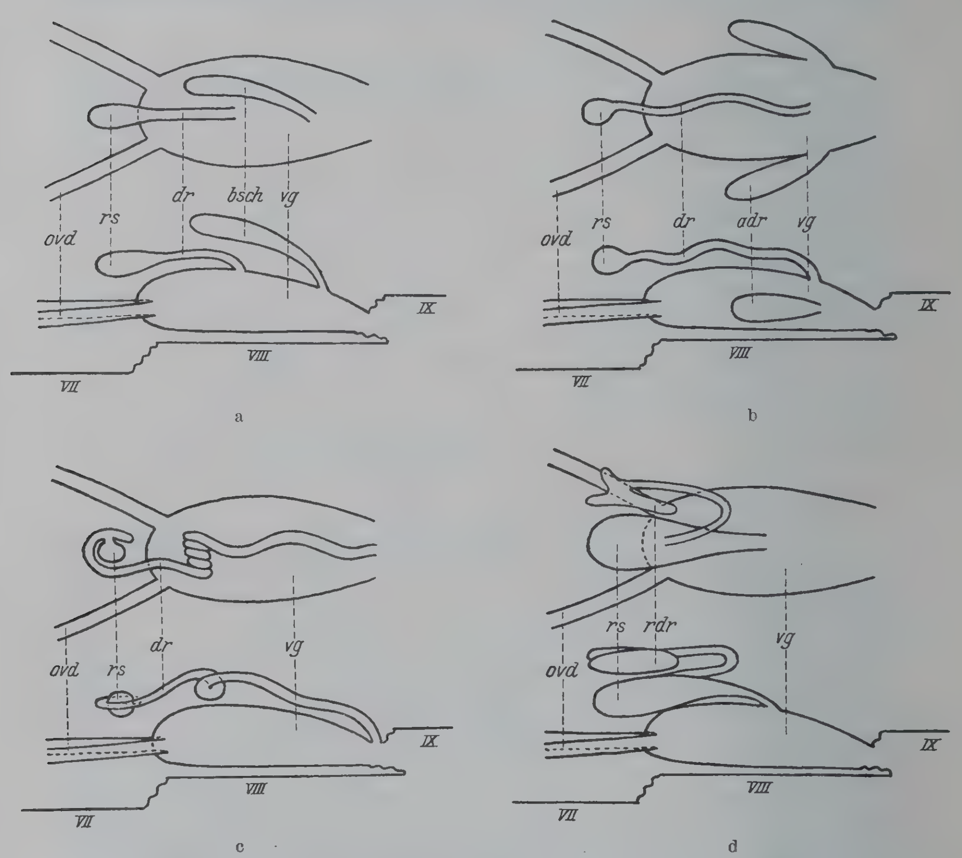


Abb. 59. Schemata des weiblichen Geschlechtsapparates der *Saltatoria*. a *Locustariae*, b *Gryllotalpa*, c *Acrydiodea*, d *Apotettix*, *VII*, *VIII*, *IX* 7., 8., 9. Sternit, *adr* Anhangsdrüsen, *bsch* dorsaler Blindschlauch, *dr* Ductus receptaculi, *ovd* Ovidukte, *rdr* Receptaculardrüsen, *rs* Receptaculum seminis, *vg* Vagina.

geschieden (SCHIMMER 1909). Bei anderen *Gryllodea* ist der Ausführungsgang der nierenförmigen Samenkapsel sehr lang, dünn, aufgeknäuelt und mündet dorsal nahe dem Vorderende der Vagina (BERLESE 1909). Sehr lang ist auch der Ausführungsgang des Receptaculum seminis bei *Gryllotalpa*. Paarige Anhangsdrüsen besitzen unter den *Locustoidea* nur die *Gryllotalpidae* und diese dienen hier als Schleimdrüsen (FENARD 1896). Bei den *Locustariae* mündet ein unpaarer gebogener Blindschlauch in die Dorsalwand der Vagina vor ihrer Mündung (FENARD 1896, BERLESE 1909, IMMS 1925) und soll nach BERLESE (1909) als Anhangsdrüse dienen. Auch bei den *Acrydiodea* ist immer eine rundliche oder nierenförmige

Samenkapsel vorhanden, mit dicker Muskelhülle und langem, oft aufgeknäueltem Ausführungsgang, der sich vorn über die Einmündungsstelle der Samenkapsel in einen kleinen Zipfel fortsetzt. Die Mündung des Ausführungsganges des Receptaculum seminis liegt sehr weit hinten, meist hinter der Mündung der Vagina in die Vulva (FENARD 1896), nach BERLESE (1909) sogar ein Segment hinter der Geschlechtsöffnung. Die letzte Angabe ist bestimmt falsch, denn bei anderen *Acrydiodea* (z. B. *Apotettix*, siehe weiter unten) mündet das Receptaculum seminis ganz normal, wenn auch ziemlich weit hinten in die Dorsalwand der Vagina. Offenbar ist bei den meisten *Acrydiodea* die Mündung des Receptaculum seminis sehr weit nach hinten gerückt, bis sie schließlich in der Dorsalwand der Intersegmentalfurche (= Vulva) zu liegen kommt. Daß aber eine Verlagerung um ein ganzes Segment stattfinde, wie BERLESE (1909) behauptet, halte ich für ausgeschlossen. Anhangsdrüsen fehlen. Die Gattung *Tettix* unterscheidet sich nach FENARD (1896) von den übrigen *Acrydiodea* dadurch, daß das Receptaculum seminis eine Receptaculardrüse besitzt und der Ausführungsgang des Receptaculum seminis völlig geschwunden ist. Eine Zwischenstellung nimmt vielleicht *Apotettix eurycephalus* HANCOCK ein, wo nach HARMAN (1925) ein mäßig langer, ziemlich breiter und nach der Abbildung nicht scharf von der kugeligen Samenkapsel abgesetzter Ausführungsgang ausgebildet ist, der sich in der Dorsalwand der Vagina nahe ihrer Ausmündung öffnet. Die Receptaculardrüse, die etwas gelappt ist mit langem, dünnem, U-förmig gebogenem Ausführungsgang, der in die Basis des Receptaculum seminis einmündet, liegt der Samenkapsel dorsal auf. Nach FENARD (1896) ist die Samenkapsel immer, besonders aber bei den *Gryllodea* und *Acrydiodea* von einer dicken Chitinintima ausgekleidet, in der sich häufig Drüsenkanälchen nachweisen lassen. Bei den *Locustariae* und *Acrydiodea* konnte FENARD (1896) im Epithel des Receptaculum seminis auch Drüsenzellen feststellen.

Die weibliche Geschlechtsöffnung ist im typischen Falle bei den *Locustariae* und *Grylloblattidae* von drei Paaren von langen, stabförmigen Gonapophysen umstellt, von denen die vorderen dem 8., die inneren und äußeren aber dem 9. Sternit angehören und die sich zu einem langen, das Abdomen weit überragenden Legesäbel zusammenlegen. Vordere und äußere Gonapophysen bilden ein Rohr, in dessen Innerem die inneren Gonapophysen liegen. Die äußeren und inneren Gonapophysen sind durch je einen Grat in je eine Nute der vorderen Gonapophysen eingelassen, wodurch eine sehr feste gegenseitige Verbindung zustande kommt. Die vorderen Gonapophysen sind nach WALKER (1919) in ein kurzes Basalstück (Basivalvula) und den langen Schaft gegliedert. Eine ähnliche, aber nicht so scharf ausgeprägte Zweiteilung findet sich auch bei den äußeren Gonapophysen. An der Basis der Gonapophysen finden sich nach DEWITZ (1875) komplizierte Chitinbildungen, die zur Befestigung und als Ansatzpunkt der Muskeln für die Bewegung der Gonapophysen dienen. Das 8. Sternit ist wohl entwickelt und mit Ausnahme der *Grylloblattidae* (WALKER 1919) mehr minder zu einer Subgenitalplatte modifiziert, während das 9. Segment meist nur mehr in Resten vorhanden und fast senkrecht zum 8. Sternit aufgerichtet ist (WALKER 1919).

Bei den *Tridactylidae* ist der Ovipositor nach WALKER (1919) manchmal stark reduziert, bei Formen aber, die nicht subterran leben, ziemlich gut entwickelt. Nach HANDLIRSCH (1924) ist er dagegen entweder fehlend oder doch reduziert und nur von zwei Paaren von Gonapophysen gebildet. Der Ovipositor der *Gryllodea* ist wohlentwickelt und weit vorragend, nur bei den *Gryllotalpidae* sehr stark reduziert, nicht vortretend, nach WALKER (1919) eine Folge der subterranen Lebensweise. Nach MEISENHEIMER (1921) sind alle drei Paare der Gonapophysen ausgebildet, das innere Paar ist aber nur sehr wenig entwickelt. Nach HANDLIRSCH

(1924) dagegen sind nur zwei Paare von Gonapophysen vorhanden, doch dürfte er die kleinen inneren Gonapophysen übersehen haben. Auch SCHIMMER (1909) gibt an, daß bei *Myrmecophila* die inneren Gonapophysen ganz fehlen. Bei den *Acrydiodea* sind die Gonapophysen sehr kräftig, kurz, breit, blattförmig und ragen nicht über das Abdomenende vor. Es sind alle drei Paare wohlentwickelt, die inneren sind zart, klein und nur halb so lang als die vorderen und äußeren und liegen vollkommen zwischen diesen verborgen (BERLESE 1909, IMMS 1925). HARMAN (1925) bezeichnet die inneren Gonapophysen als ,,apodemes" und rechnet sie nicht zum Ovipositor, der nach ihm also nur aus zwei Paaren von Gonapophysen besteht.

2. *Phasmida* (Abb. 60).

Die weibliche Geschlechtsöffnung der *Phasmida* liegt hinter dem 8. Sternit und führt in eine lange, schlauchförmige Vagina, in deren Vorderende die langen dünnen Ovidukte münden. Diese setzen sich wie bei den *Acrydiodea* über die Ein-

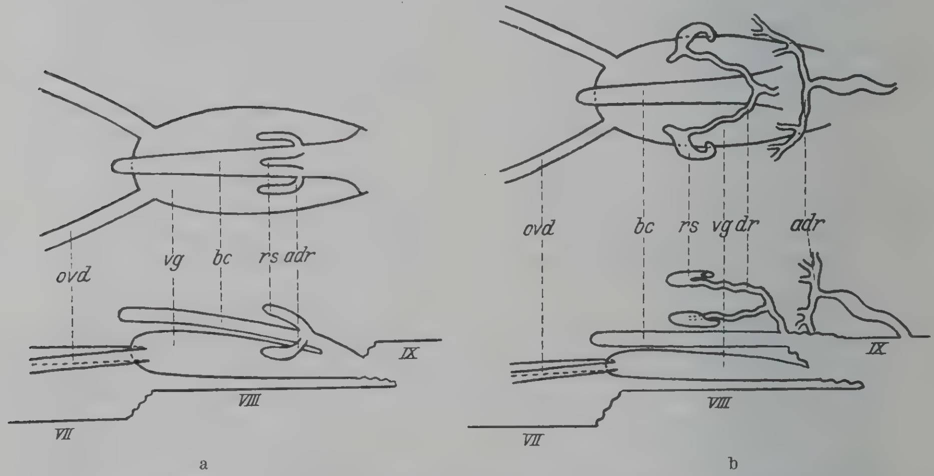


Abb. 60. Schemata des weiblichen Geschlechtsapparates der *Phasmida*. a *Leptynia*, b *Diapheromera*. *VII*, *VIII*, *IX* 7., 8., 9. Sternit, *adr* Anhangsdrüsen, *bc* Bursa copulatrix, *dr* Ductus receptaculi, *ovd* Ovidukte, *rs* Receptaculum seminis, *vg* Vagina.

mündung der Ovarialschläuche nach vorn in je einen engen, aber offenbar nicht drüsigen Blindsack fort, der sich an die ventrale Körperwand ansetzt. Die Ovidukte sind von Ring- und Längsmuskeln umhüllt. Die Muskulatur der Vagina ist sehr kräftig. Dorsal von der Vagina liegt eine lange, enge nach vorn verjüngte Bursa copulatrix, die auf der Dorsalwand der Vagina in deren Mündungsbereich in Form eines Längsschlitzes ausmündet. Die Wandung der Bursa copulatrix ist zart, auf ihrer Dorsalseite befinden sich Drüsenzellen mit feinen Ausführungskanälchen. An das Vorderende der Bursa copulatrix setzen zwei nach vorn verlaufende Muskeln an. Ein Receptaculum seminis ist immer vorhanden. Es ist meist klein, ohne deutlich abgesetzten Stiel und öffnet sich in der Dorsalwand der Bursa copulatrix gegenüber der Mündung derselben in die Vagina. Manchmal ist das Receptaculum seminis paarig (*Menexenus*) und außerdem stark verlängert (*Clitumnus*). Bei *Leptynia* mündet auf der Ventralseite der Bursa copulatrix jederseits ein kurz gestielter Blindsack, bei *Bacillus* sind diese sehr klein, bei *Menexenus* und *Clitumnus* finden sich jederseits zwei Schläuche, die mit kurzem gemeinsamem

Ausführungsgang in die Bursa copulatrix münden. Bei *Dixippus* endlich sind die Schläuche jederseits stark verzweigt und aufgeknäuelt. Diese paarigen Anhänge sind fast immer drüsiger Natur und werden wohl am besten als Anhangsdrüsen bezeichnet. Ihre Funktion ist noch nicht geklärt. Das Receptaculum seminis ist von einer dicken Chitinintima ausgekleidet, im Epithel finden sich zahlreiche Drüsenzellen, deren Kanälchen die Intima in radiärer Richtung durchziehen. Bei *Leptynia* soll das Receptaculum seminis funktionslos geworden sein (auch bei befruchteten Weibchen sollen sich im Receptaculum seminis keine Spermatozoen vorfinden) und die beiden seitlichen Blindsäcke (Anhangsdrüsen) als Spermaspeicher dienen. Entsprechend dieser Funktionsänderung lassen sich weder im Receptaculum seminis noch in den seitlichen Blindsäcken Drüsenzellen mit ihren Kanälchen nachweisen. *Bacillus* soll eine Zwischenstellung einnehmen, indem die Drüsenzellen im Receptaculum seminis spärlicher und in Gruppen gestellt sind (DE SINÉTY 1901).

MARSHALL u. SEVERIN (1906) untersuchten *Diapheromera femorata* SAY. Sie kommen im wesentlichen zu den gleichen Ergebnissen wie DE SINÉTY. Vagina und Bursa copulatrix sind von einer gemeinsamen Muskelhülle umgeben, die der Hauptsache nach aus längsverlaufenden Fasern besteht. Die hintere Begrenzung der Bursa copulatrix scheint mir jedoch unrichtig zu sein. Nach der Ansicht von MARSHALL u. SEVERIN besteht die Bursa copulatrix aus einem engen vorderen und einem weiten hinteren Teil, in den von der Ventralseite die Vagina einmündet und der sich seinerseits dann hinter dem 8. Sternit nach außen öffnet. Dieser hintere weite Teil scheint mir jedoch etwa von der Stelle an, wo ventral die Vagina mündet, nicht mehr dem Geschlechtsapparat anzugehören, sondern lediglich die Intersegmentalfurche hinter dem 8. Sternit darzustellen. Dafür spricht vor allem auch, daß das Lumen der sogenannten Bursa copulatrix dort plötzlich bedeutend weiter wird und daß dorsal die inneren Gonapophysen ansetzen, die nicht mehr den Geschlechtsausführungsgängen angehören, sondern sicherlich auch hier, wie bei allen anderen Insekten, am Vorderrande des 9. Sternites befestigt sind (vgl. MARSHALL u. SEVERIN 1906, Tafel 22, Abb. 55). Es münden also Vagina und Bursa copulatrix dicht übereinander, aber offenbar getrennt aus, während nach DE SINÉTY bei anderen *Phasmida* die Bursa copulatrix sich noch in den hinteren Teil der Vagina öffnet. Es sind zwei Receptacula seminis vorhanden, mit gewundenen Ausführungsgängen, die sich zu einem unpaaren Gang vereinen, der in der Dorsalwand der Bursa copulatrix, dort wo sie sich erweitert, einmünden. Die Receptacula seminis sind von einer Längsmuskulatur umhüllt und haben eine sehr dicke Chitinintima, in deren Wandung sich zahlreiche Drüsenzellen finden, deren Kanälchen durch die Intima hindurch in das Lumen der Receptacula seminis sich öffnen. MARSHALL u. SEVERIN haben den unpaaren Gang der Receptacula seminis nicht beobachten können, sondern erschließen ihn daraus, daß sie in Schnittserien nur eine Mündung finden konnten. Die Anhangsdrüsen bestehen aus zwei langen, engen, verzweigten Röhren, die sich zu einem gemeinsamen Gang vereinigen, der als Reservoir dient und ein wesentlich weiteres Lumen, eine Hülle aus Längs- und Ringmuskulatur, dickere Chitinintima und keine Drüsenzellen mehr besitzt und hinter dem Legesäbel, also auf dem 9. Sternit sich öffnet. In ihrer Lage zeigen die Anhangsdrüsen von *Diapheromera femorata* SAY. somit große Ähnlichkeit mit der der *Blattaeformia* und der *Hymenoptera* und weichen von den Befunden ab, die DE SINÉTY (1901) bei anderen *Phasmida* feststellte. Allerdings sind die Angaben DE SINÉTYS, daß die Anhangsdrüsen ventral in die Bursa copulatrix münden, auffällig und beruhen vielleicht auf Beobachtungsfehlern, da DE SINÉTY ja Schnittserien nicht anfertigte. Vor allem in den Fällen, wo die Anhangsdrüsen lang und schlauch-

förmig sind, dürfte dies der Fall sein, während vielleicht die gleichbenannten Bildungen bei anderen Formen diesen nicht homolog sind. Sie sollen ja zum Teil auch andere Funktion haben (*Leptynia*). Klarheit wird hier erst eine Nachuntersuchung schaffen können.

Die Gonapophysen sind klein, manchmal etwas reduziert und von dem als Subgenitalplatte entwickelten 8. Sternit größtenteils verdeckt. Es sind alle drei Paare ausgebildet, sie legen sich jedoch zu keinem Legesäbel zusammen. Nach WALKER (1919) sind sie manchmal unvollkommen chitinisiert und die inneren Gonapophysen mit Ausnahme der Spitzen dorsal verwachsen. Die Styli fehlen.

3. *Dermaptera* (Abb. 61).

Die weibliche Geschlechtsöffnung der *Dermaptera* liegt hinter dem 9. Segment. Die entwicklungsgeschichtliche Ursache dieses von den übrigen *Orthoptera* abweichenden Verhaltens habe ich in den vorhergehenden Kapiteln besprochen. Die Geschlechtsöffnung führt in eine Vagina, an deren Vorderende die beiden Ovidukte einmünden. Ein kleines Receptaculum seminis mündet nach IMMS (1925) bei *Forficula auricularia* L. mit gewundenem Ausführungsgang ziemlich weit hinten in die Vagina, während nach BERLESE (1909) bei derselben Art das Receptaculum seminis ganz vorn zwischen den Eintrittsstellen der Ovidukte münden soll. Der Bau des ausleitenden Apparates bei *Labidura* ist nach BERLESE (1909) ganz entsprechend, nur scheint nach der schematischen Zeichnung der Ductus receptaculi etwas weiter hinten in die Vagina zu münden. Das Receptaculum seminis ist nach BERLESE (1909) von starkem Chitin ausgekleidet. Andere Anhangsorgane fehlen vollkommen. Nach FENARD (1896) ist bei den *Dermaptera* immer ein Receptaculum seminis mit Ausführungsgang vorhanden, beide mit einer sehr kräftigen Chitinintima, die, wie bei den Tracheen, eine Versteifung in Form eines Spiralfadens aufweist. Das 8. und 9. Sternit sind von dem mächtig entwickelten 7. Sternit ganz oder doch fast ganz verdeckt: Subgenitalplatte nach WALKER (1919), ein Verhalten, das stark an die *Blattaeformia* erinnert. Gonapophysen finden sich nach ZACHER (1911) nur noch bei den *Protodermaptera* (HANDLIRSCH 1924, faßt die *Protodermaptera* als Unterfamilie der *Forficulidae* auf und nennt sie *Labidurinae*) in stärkerem Maße entwickelt, und zwar finden sich in der Familie *Pygidiocranidae* bei den Gattungen *Kalocrania* und *Dicrania* die Gonapophysen des 8. Segmentes als lange, an der Basis aufgetriebene Chitinfäden, die das Hinterleibsende überragen und zwischen den Zangen (Cerci) nach oben reichen. Die Gonapophysen des 9. Segmentes sind sehr klein und liegen versteckt über den Gonapophysen des 8. Segmentes. Der Lage nach dürften die Gonapophysen des 9. Segmentes wohl den inneren Gonapophysen entsprechen, die bereits stark rückgebildet sind, während die äußeren Gonapophysen nicht mehr aufzufinden sind. Die Reduktion schreitet also in gleicher Weise wie z. B. bei den *Odonata* fort. Bei *Echinosoma* stellen die Gonapophysen des 8. Segmentes

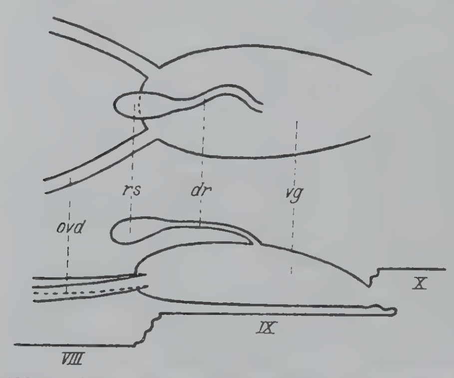


Abb. 61. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Dermaptera*. *VIII*, *IX*, *X* 8., 9., 10. Sternit, *dr* Ductus receptaculi, *ovd* Ovidukte, *rs* Receptaculum seminis, *vg* Vagina.

lange gegliederte Fäden dar, mit einem breiten Basalteil. Die Gonapophysen des 9. Segmentes sind jedoch breite Platten, die die Gonapophysen des 8. Segmentes ventral bedecken und mit kurzem Stiel am 9. Segment festsitzen. Es kann wohl kein Zweifel herrschen, daß es sich hier nicht um die inneren, sondern um die äußeren Gonapophysen handelt, die ja meist die übrigen Gonapophysen ventral umfassen. Die Reduktion der Gonapophysen ist hier also anders, etwa wie bei den *Gryllodea* unter den *Saltatoria* vor sich gegangen, indem zuerst die inneren Gonapophysen vollkommen verschwanden. Auch bei *Pyragra*, *Labidura* und anderen Gattungen sind noch Reste von Gonapophysen zu erkennen. Typische Styli fehlen nach HANDLIRSCH (1924) immer.

4. *Diploglossata* (Abb. 62).

HEYMONS (1912) studierte die Entwicklung von *Hemimerus talpoides* WALK. und macht auch kurze Angaben über die weiblichen Geschlechtsausführgänge. Danach führen die Ovidukte in einen kurzen Endabschnitt, der über dem verlängerten 7. Sternit, das also eine Subgenitalplatte darstellt, ausmündet und da-

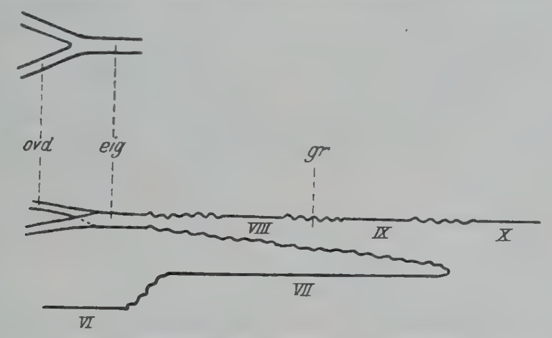


Abb. 62. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Diploglossata*. *VI, VII, VIII, IX*. 6., 7., 8., 9. Sternit, *eig* Eiergang, *gr* Genitalraum, *ovd* Ovidukte.

her als Eiergang zu bezeichnen ist. Von der Subgenitalplatte wird ein Raum begrenzt, der am besten als Genitalraum bezeichnet wird. Ein Receptaculum seminis und Anhangsdrüsen sowie auch Gonapophysen und Styli fehlen vollständig.

5. *Thysanoptera* (Abb. 63).

Die *Thysanoptera* sind in zwei scharf geschiedene Gruppen geteilt, die sich auch im Geschlechtsapparat so weitgehend unterscheiden, daß es vorteilhafter ist, sie gesondert zu besprechen.

a) *Phloeothripidae* (*Tubulifera*).

HANDLIRSCH (1924) stellt die *Phloeothripidae* an das Ende seines Systems, sie scheinen jedoch, vor allem was den Geschlechtsapparat anlangt, weit primitiver organisiert zu sein. Die weibliche Geschlechtsöffnung der *Phloeothripidae* liegt hinter dem 9. Sternit, hat also die gleiche Stellung wie bei den *Dermaptera*. Das Ende der schlauchförmigen, schwach chitinisierten Vagina ist etwas vorstülpbar. In das Vorderende der Vagina münden die beiden kurzen und weiten Ovidukte. Nahe der Mündung der Vagina entspringt aus ihrer Dorsalseite das Receptaculum seminis, das eine ziemlich große Blase darstellt, mit einem mäßig langen engen Ausführungsgang, der vor seiner Mündung in die Vagina ampullen-

artig angeschwollen ist und hier eine Ringmuskulatur besitzt. Die Chitinintima ist durchwegs dünn (JORDAN 1888). Gonapophysen und Styli fehlen vollkommen (JORDAN 1888, HANDLIRSCH 1924).

b) *Thripidae* (*Terebrantia*).

Die weibliche Geschlechtsöffnung liegt hier wie bei den meisten *Orthoptera* hinter dem 8. Sternit und führt in eine schlauchförmige Vagina, in deren Vorderende die kurzen und weiten Ovidukte münden. Ein Receptaculum seminis ist immer vorhanden. Es ist klein mit einem kurzen Ausführungsgang. Von JORDAN (1888) wurde es irrtümlich für eine Schmierdrüse gehalten. Nach UZEL (1895) mündet das Receptaculum seminis ziemlich weit vorn knapp hinter der Eintrittsstelle der Ovidukte. Der Ausführungsgang ist nach KLOCKE (1926) durch einen spiraligen Chitinfaden versteift. An der Basis des Ausführungsganges befindet sich ein Ringmuskel. Er entspricht wohl der Muskulatur an der ampullenartigen

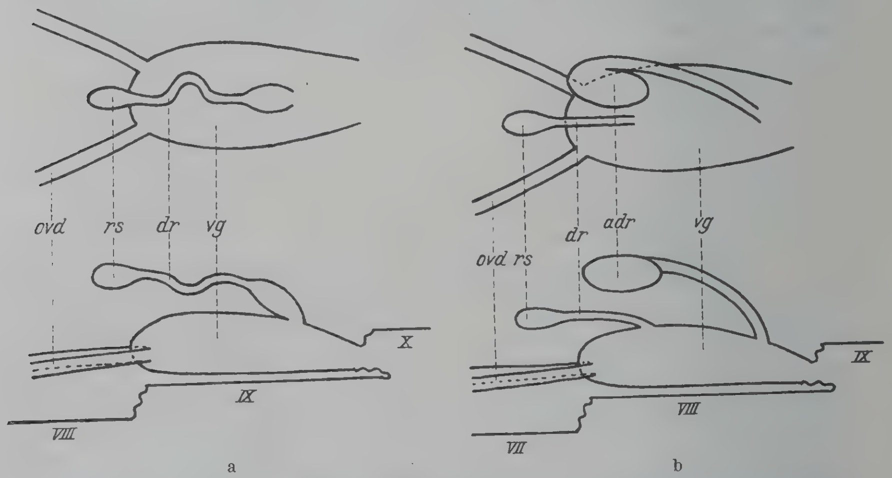


Abb. 63. Schemata des weiblichen Geschlechtsapparates der *Thysanoptera*. a *Phloeothripidae*, b *Thripidae*. *VII*, *VIII*, *IX*, *X* 7., 8., 9., 10. Sternit, *adr* Anhangsdrüse, *dr* Ductus receptaculi, *ovd* Ovidukte, *rs* Receptaculum seminis, *vg* Vagina.

Erweiterung des Ductus receptaculi bei den *Phloeothripidae*. Ferner ist noch eine Anhangsdrüse vorhanden (von JORDAN 1888 für das Receptaculum seminis gehalten), die nach UZEL (1895 nach BERLESE 1909) bei *Heliothrips* fehlen soll. Sie ist meist retortenförmig, bei *Heliothrips* jedoch nach JORDAN (1888) eine dickwandige Blase mit kurzem Ausführungsgang. Nach JORDAN (1888) mündet die Anhangsdrüse ziemlich nahe der Geschlechtsöffnung in die Vagina, KLOCKE (1926) dagegen gibt an, daß der Ausführungsgang im Legesäbel ausmünde. Dieser Angabe kann man wohl kaum Glauben schenken, denn die Anhangsdrüse ist unpaar, es müßte also entweder der Ausführungsgang asymmetrisch in einer der beiden Gonapophysen des 9. Segmentes verlaufen oder aber er müßte sich gabeln, wofür aber keinerlei Angaben vorliegen. Außerdem spricht KLOCKE nicht von der Mündung des Ausführungsganges, sondern sagt bloß, daß er nahe der Spitze des Legesäbels aufhöre, er konnte also offenbar eine Mündung nicht finden. KLOCKE hat vermutlich, verleitet durch schlechte Schnitte, das innere in Wahrheit mit der Körperhöhle kommunizierende Lumen der Gonapophysen des 9. Segmentes für die Fortsetzung des Ausführungsganges der Anhangsdrüsen gehalten, während ihm die

wahre Mündung in die Vagina entgangen ist. Da das innere Lumen der Gonapophysen gegen die Spitze zu verschwindet, natürlich ohne Verbindung mit der Außenwelt, so konnte KLOCKE auch keine Mündung finden. In der Zeichnung des weiblichen Geschlechtsapparates von *Aeolothrips fasciata* L. von UZEL (1895 nach BERLESE 1909) findet sich zwar eine Anhangsdrüse, die aber klein ist und ganz vorn zwischen den Eintrittsstellen der Ovidukte auf der Dorsalseite der Vagina mündet. Sie legt sich um das Vorderende der Vagina herum etwas auf deren Ventralseite. Da *Aeolothrips* auch von JORDAN (1888) und KLOCKE (1926) untersucht wurde, die nur die gewöhnliche oben beschriebene Anfangsdrüse fanden, so ist es wahrscheinlich, daß UZEL ein Beobachtungsfehler unterlaufen ist.

Die Geschlechtsöffnung der *Thripidae* ist von zwei Paaren von Gonapophysen umstanden, die dem 8. und 9. Segment angehören. Die des 9. Segmentes dürften ihrer Lage nach den inneren Gonapophysen entsprechen. Vermutlich sind hier primär nur zwei Paare vorhanden, wofür vor allem sprechen würde, daß die beiden Paare fast immer wohlentwickelt sind, während von einem dritten Paar nie auch nur Reste gefunden wurden. Nur bei der Unterfamilie *Merothripinae* sind die Gonapophysen rudimentär. Styli fehlen immer. In der Ruhe liegt der Legesäbel in einer ventralen Furche, die vom 8., 9. und 10. Segment gebildet wird und nach JORDAN (1888) dadurch entsteht, daß die betreffenden Sternite nicht ausgebildet werden und an ihrer Stelle nur eine feine Chitinmembran vorhanden ist. Im Inneren des Körpers befindet sich ein Stütz- und Hebelwerk des Legesäbels, das wohl auf eine endoskelettale Bildung zurückzuführen ist. Die beiden Gonapophysen der gleichen Seite sind durch Grat und Nut fest miteinander verbunden, wobei die Gonapophysen des 9. Segmentes den Grat tragen.

F. Blattaeformia.

1. *Blattariae* (Abb. 64).

Über die Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung sowie die Mündung des Receptaculum seminis und der Anhangsdrüsen bei den *Blattariae* finden sich in der Literatur recht verschiedene Angaben. Die neueste und, wie es scheint, eingehendste Untersuchung darüber ist die von VOGEL (1925) an *Periplaneta orientalis* L. Danach liegt die weibliche Geschlechtsöffnung hinter dem 7. Sternit. Sie liegt jedoch nicht an der Oberfläche des Körpers, sondern führt in den Genitalraum, der dadurch zustande kommt, daß das 8. und 9. Sternit in das Innere des Körpers rücken und zwischen sich und dem mächtig entwickelten 7. Sternit eine weite Tasche, eben den Genitalraum, einschließen. Das 7. Sternit wird als Subgenitalplatte bezeichnet und deckt die folgenden Sternite von der Ventralseite. An seinem Hinterrand schlägt sich die Intersegmentalhaut nicht sofort nach vorn um, sondern verläuft zuerst noch ein Stück nach hinten und bildet so zwei mächtige Genitalklappen (von HANDLIRSCH 1924 Valven genannt, sie finden sich bei den

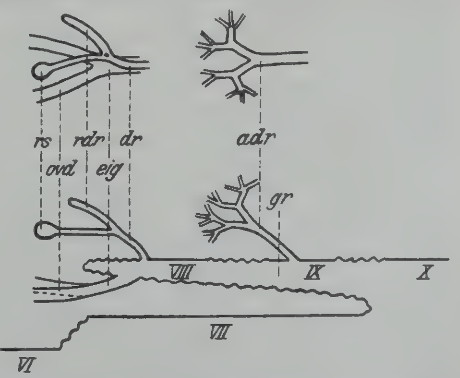


Abb. 64. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Blattariae*. *VI, VII, VIII, IX, X* 6., 7., 8., 9., 10. Sternit, *adr* Anhangsdrüsen, *dr* Ductus receptaculi, *eig* Eiergang, *gr* Genitalraum, *ovd* Ovidukte, *rdr* Receptaculardrüse, *rs* Receptaculum seminis.

Blattidae und manchen *Corydiidae*, bei den *Phyllodromidae* fehlen sie vollständig), die mitwirken an der Abgrenzung des Genitalraumes. Dieser stellt eigentlich nichts weiter dar als eine übermäßig entwickelte Intersegmentalfurche hinter dem 7. Sternit, wodurch auch die folgenden Segmente ins Innere des Abdomens rücken. Am Grunde dieses Genitalraumes liegt in der Mitte einer etwa sechseckigen, schwach chitinisierten Platte die Geschlechtsöffnung. Diese Platte stellt jedoch lediglich eine etwas stärker chitinisierte Partie der Intersegmentalhaut zwischen dem 7. und 8. Sternit dar und wird von VOGEL (1925) als Vaginalplatte bezeichnet. Sie liegt am Vorderende der Ventralwand des Genitalraumes, was schon an und für sich sehr gegen eine Deutung als Sternit spricht. Außerdem läßt die Lage der Gonapophysen die Deutung der Vaginalplatte als 8. Sternit nicht zu. Das 8. Sternit liegt der Vaginalplatte gegenüber in der Dorsalwand des Genitalraumes, hat also seine normale Lage beibehalten. Es ist eine hinten abgerundete Platte, an deren Vorderrand das Receptaculum seminis auf einem medianen, stark chitinisierten Zapfen ausmündet. Seitlich setzen sich an das 8. Sternit die basalen Teile der vorderen Gonapophysen an. Das 9. Sternit liegt weiter analwärts in der Dorsalwand des Genitalraumes und wird bei der Betrachtung von der Ventralseite von den Basalstücken der Gonapophysen des 9. Segmentes verdeckt. VOGEL (1925) und auch HAASE (1889) beschreiben nur ein Paar von Gonapophysen am 9. Segment, das jedoch zweiästig ist. Ersterer versucht auch diese beiden Äste mit den beiden Gonapophysenpaaren des 9. Segmentes der *Hymenoptera* zu homologisieren. Zweifellos handelt es sich auch bei den *Blattariae* um zwei Paare von Gonapophysen am 9. Segment, die den inneren und äußeren Gonapophysen anderer Insektenordnungen vollkommen homolog sind. Die Gonapophysen sind immer klein, mehr minder unvollkommen chitinisiert (WALKER 1919) und ganz im Genitalraum verborgen. Styli fehlen den erwachsenen Weibchen, bei den Larven sind sie noch erhalten. Die beiden Anhangsdrüsen (Kittdrüsen) münden am 9. Segment durch einen unpaaren, medianen Zapfen zwischen den Basalteilen der inneren Gonapophysen nach außen. Sie bestehen aus einer größeren linken und einer kleineren rechten Drüse. Die größere bereitet die Hauptmasse des Sekretes, aus dem der Kokon gebildet wird. Der Mündungsabschnitt beider Drüsen ist mit Muskeln versehen. VOGEL (1925) weist auf die gleiche Lage der Gift- bzw. Eiklebdrüsen bei den *Hymenoptera* hin und setzt diese daher den Kittdrüsen der *Blattariae*, *Mantodea* und anderer *Blattaeformia* (VOGEL gebraucht den Ausdruck *Orthoptera*) homolog. Ich möchte an dieser Stelle auch noch auf die Anhangsdrüsen der *Lepidoptera* hinweisen, die ebenfalls am 9. Segment entstehen und mit gemeinsamem Ausführungsgang münden. Die ungleiche Entwicklung der beiden Drüsen bei *Periplaneta* ist sicherlich nur eine sekundäre Differenzierung infolge einer eingetretenen Funktionsteilung. Ob freilich die Homologie sich soweit treiben läßt, wie es VOGEL (1925) versucht, indem er die größere Drüse von *Periplaneta* mit der Giftdrüse bei *Apis*, die kleinere aber mit der alkalischen Drüse zu homologisieren sucht, scheint mir doch sehr zweifelhaft. Vor allem die Lage der alkalischen Drüse median unter und vor der Giftdrüse und die wohl andere Entstehung als unpaare Ausstülpung der Giftblase sprechen sehr dagegen. Doch entsteht ja die Giftdrüse der *Hymenoptera* aus der Verschmelzung paariger Anlagen und diese dürften den beiden Drüsen von *Periplaneta* entsprechen. Knapp vor der Mündung der Anhangsdrüsen findet sich bei *Periplaneta* nach VOGEL (1925) noch ein kleiner unpaarer Drüsensack, der als Schmierdrüse gedeutet wird. Muskulatur fehlt ihm vollkommen. Das Receptaculum seminis ist gegabelt. Der eine Ast endet mit einer birnförmigen Anschwellung, der andere ist ein einfacher Schlauch. VOGEL (1925) hält beide Schläuche für Receptacula seminis, da er in beiden Spermatozoen fand, während

andere Autoren den einfachen schlauchförmigen Teil als Anhangsdrüse (Receptaculardrüse) betrachten. Jedenfalls zeigt das Receptaculum seminis, wie es Vogel (1925) in Abb. 1 abbildet, sehr große Ähnlichkeit mit dem der *Coleoptera*, wo immer der eine Schlauch eine Receptaculardrüse darstellt. Es wäre ja möglich, daß die Spermatozoen, die Vogel in dem schlauchförmigen Teile fand, erst bei der Fixierung oder Präparation hineingelangten, andererseits ist aber auch die Annahme nicht von der Hand zu weisen, daß tatsächlich ursprünglich ein gegabeltes Receptaculum seminis vorhanden war und erst sekundär eine Funktionsteilung eingetreten ist, so daß der eine Ast als Receptaculum seminis, der andere als Receptaculardrüse dient. Die Vagina ist ein kurzer breiter Sack, in den ventrolateral die Ovidukte einmünden. Diese bilden an ihrer Verwachsungsstelle eine hohe mediane, gegen die Vaginaöffnung vorspringende Falte.

Nach den kurzen Angaben, die Heymons (1892) über den Bau des weiblichen Geschlechtsapparates von *Phyllodromia germanica* L. macht, stimmt er mit dem von *Periplaneta orientalis* L. überein. Kadyi (1879) deutet bei *Periplaneta orientalis* L. den Genitalraum als Vagina, in der er drei Paare palpenartiger Gebilde findet. Nahe dem Vorderende dieser Vagina münden mit gemeinsamer Öffnung die beiden Ovidukte. Die kurze eigentliche Vagina hat er übersehen. Seine Angaben über Receptaculum seminis und Anhangsdrüsen stimmen mit Vogel (1925) überein. Fenard (1896) bezeichnet den Genitalraum als Ovidukt. Nach ihm finden sich entweder zwei oder vier Receptacula seminis, was darauf hinweist, daß die beiden Receptacula seminis bei *Periplaneta orientalis* L. nicht gleichwertig sind, sondern zusammen eine Einheit bilden. Sonst wäre anzunehmen, daß, da eine Vermehrung der Receptacula seminis überhaupt stattfindet, gelegentlich auch drei auftreten würden. Die Receptacula seminis sind immer von einer kräftigen Chitinintima ausgekleidet. Berlese (1909) faßt ebenfalls den Genitalraum als gemeinsamen Ovidukt auf. Auffallend und wohl auf einem Druckfehler beruhend ist aber seine Angabe, daß auf der Ventralseite ein kleines, schwer zu sehendes zweilappiges Receptaculum seminis einmünde. Die Wand des Receptaculums seminis besteht aus einer äußeren drüsigen und einer inneren Chitin absondernden Zellschichte. Haase (1889) und Imms (1925) fassen die Vaginalplatte als 8. Sternit auf, was, wie ich schon vorne feststellte, nicht möglich ist, und lassen die weibliche Geschlechtsöffnung daher am 8. Segment gelegen sein. Bordas (1909) und Imms (1925) halten ebenfalls beide Äste des Receptaculum seminis für gleichwertig, aber es öffnet sich nach ihnen am 9. Segment. Nach Imms (1925) münden bei *Periplaneta* die Anhangsdrüsen auf der Ventralseite des Genitalraumes aus, was sicherlich falsch ist.

Ferner untersuchte noch Holmgreen (1904) den weiblichen Geschlechtsapparat einer viviparen *Blabera*-Art. Hier ist der Genitalraum zu einem mächtigen Brutsack angewachsen, in dessen hinteres, der Mündung zugekehrtes Viertel die sehr kurze, verkümmerte Vagina einmündet. Aus der Lage der Anhangsdrüsen in der Abbildung ist zu erkennen, daß diese Mündung auf der Dorsalseite des Genitalraumes gelegen ist, was von Holmgreen nicht angegeben wird. Nahe der Mündung der Vagina liegen zwei Paare tubulöser Drüsen, deren Funktion unbekannt ist. Sie lassen sich mit keiner Bildung bei *Periplaneta orientalis* L. in Beziehung bringen. Nahe der äußeren Öffnung des Genitalraumes liegt auf der gleichen Seite wie die Mündung der Vagina eine sehr stark verästelte tubulöse Drüse. Diese Drüse ist sicherlich der größeren Anhangsdrüse bei *Periplaneta* homolog. Ob die kleinere bei *Blabera* tatsächlich fehlt oder nur übersehen wurde, läßt sich nicht entscheiden. Auch ein Receptaculum seminis scheint nicht vorhanden zu sein, wie bei vielen viviparen Insekten. Die vier Drüsenschläuche nahe der Vaginamündung kann man wohl kaum so deuten, sie dürften eher bei der Entwicklung des Embryo eine Rolle spielen.

2. *Mantodea* (Abb. 65).

Der weibliche Geschlechtsapparat der *Mantodea* ist noch nicht genügend untersucht. Nach FENARD (1896) entspricht er vollkommen dem der *Blattariae*, es ist also anzunehmen, daß wie bei diesen ein Genitalraum ausgebildet ist und die weibliche Geschlechtsöffnung hinter dem 7. Sternit liegt. Ob und wieweit eine Vagina außerdem entwickelt ist, läßt sich nach den spärlichen Angaben bei FENARD (1896) und BERLESE (1909) nicht entscheiden. Sämtliche Anhangsorgane münden wohl wie bei den *Blattariae* in die Dorsalwand des Genitalraumes (als solche ist nach FENARD 1896 sicherlich der hintere Teil des Oviduktes, in den die Anhangsorgane münden, anzusprechen). Ein ziemlich großes, unpaares Receptaculum seminis von birnförmiger Gestalt ist vorhanden, mit dicker Chitinintima, durch die zahlreiche einzellige Drüsen münden. Der mäßig lange Stiel des Receptaculum seminis öffnet sich in der Dorsalwand des Genitalraumes nicht weit hinter der Vereinigung der beiden Ovidukte. Nach FENARD (1896) ist ein Paar von Anhangsdrüsen vorhanden mit ganz kurzem, gemeinsamem Ausführungsgang. Die eine Anhangsdrüse ist bedeutend größer als die andere, mit dichotom verzweigten Drüsenschläuchen. Sie liegt weiter vorn und entspricht vermutlich der linken Anhangsdrüse der *Blattariae*. Die andere Anhangsdrüse ist nur klein, zart und schwer zu sehen. Sie ist ebenso wie die vordere Drüse in zwei symmetrische Hälften geteilt, indem der Ausführungsgang nochmals in zwei Gänge gespalten ist, an deren Ende die Drüsenschläuche büschelförmig angeordnet sind. Diese Drüse dürfte der rechten Anhangsdrüse der *Blattariae* entsprechen.

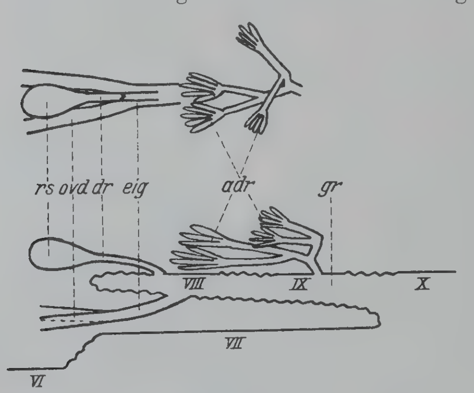


Abb. 65. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Mantodea*. *VI*, *VII*, *VIII*, *IX*, *X* 6., 7., 8., 9., 10. Sternit, *adr* Anhangsdrüsen, *dr* Ductus receptaculi, *eig* Eiergang, *gr* Genitalraum, *ovd* Ovidukte, *rs* Receptaculum seminis.

BERLESE (1909) hält jede dieser Drüsen für ein selbständiges Paar, offenbar verleitet durch die symmetrische Ausbildung jeder einzelnen Drüse. Der Vergleich mit den *Blattariae*, bei denen auch bereits die beiden Drüsen verschieden stark entwickelt sind, sowie die Feststellung eines, wenn auch äußerst kurzen gemeinsamen Ausführungsganges durch FENARD (1896) spricht sehr gegen die BERLESEsche Deutung. Die beiden Drüsen secernieren verschiedene Sekrete, die beide zur Bildung einer Ootheka dienen. Wie die Mündungen der Anhangsorgane zu den in der Dorsalwand des Genitalraumes gelegenen Sterniten liegen, ist noch unbekannt.

Das 7. Sternit ist als Subgenitalplatte ausgebildet und deckt das sehr kleine 8. und das fast senkrecht stehende 9. Sternit (WALKER 1919). Ein kurzer, jedoch äußerlich nicht sichtbarer (HANDLIRSCH 1924) Ovipositor ist vorhanden (IMMS 1925), dessen Gonapophysen aber nur unvollkommen chitinisiert sind (WALKER 1919). BERLESE (1909) gibt eine eingehende Beschreibung des Legesäbels von *Mantis religiosa* L. Danach sind alle drei Paare der Gonapophysen ausgebildet, aber ziemlich breit, blattförmig und wenig stark chitinisiert. Teilweise kommt es auch noch zu einer festeren Verbindung der Gonapophysen durch Grat und Nut. Styli sind nicht ausgebildet.

3. *Isoptera* (Abb. 66).

Der weibliche Geschlechtsapparat der *Isoptera* ist weitgehend übereinstimmend gebaut mit dem der *Blattariae.* Vor allem die Zeichnungen der beiden Hauptuntersucher HOLMGREEN (1909) und IMMS (1925) zeigen das klar, während sie in ihrer Deutung hauptsächlich hinsichtlich der Lage der Mündungen der Ovidukte, des Receptaculum seminis und der Anhangsdrüsen zu etwas anderen Resultaten kommen.

Nach der übereinstimmenden Ansicht sämtlicher Untersucher ist wie bei den *Blattariae* ein mächtiger Genitalraum entwickelt, der ventral von dem als Subgenitalplatte ausgebildeten 7. Sternit begrenzt wird. Das 8. und 9. Sternit liegen vollkommen darüber verborgen. Während nun HOLMGREEN (1909) und WALKER (1919) angeben, daß die folgenden Sternite in der Dorsalwand des Genitalraumes gelegen sind, die Geschlechtsöffnung, die auf der Ventralseite des Genitalraumes etwas vor seinem Vorderende gelegen ist, also zwischen dem 7. und 8. Segment liegt, zeichnet IMMS (1925) für *Archotermopsis* das 8. Sternit in die Ventralwand des Genitalraumes, mit dem 7. durch eine wohlentwickelte Intersegmentalfalte verbunden, so daß die Geschlechtsöffnung hinter dem 8. Segment gelegen wäre. Ich bin überzeugt, daß IMMS hier ein Fehler unterlaufen ist, die Übereinstimmung im gesamten Bau der weiblichen Geschlechtsorgane von *Achotermopsis* mit den übrigen *Isoptera* und den *Blattariae* ist eine so weitgehende, daß ich an die ganz andere Lage der Geschlechtsöffnung bei der *Archotermopsis* (abgesehen von dem gelegentlichen Auftreten eines reduzierten Ovipositors bei den *Isoptera*, dessen Lage gegen die Deutung von IMMS spricht) nicht glauben kann. Wahrscheinlich ist dieses Segment durch eine Faltenbildung bei der Fixierung vorgetäuscht worden. Die folgenden Sternite sind nur schlecht differenziert und sehr reduziert, bei *Leucotermes tenuis* HAGEN sind sie nach HOLMGREEN (1909) sämtlich in zwei seitliche Hälften geteilt. Bei *Mastotermes* ist nach IMMS (1925) noch ein reduzierter Ovipositor wie bei den *Blattariae* vorhanden. Nach WALKER (1919) finden sich auch bei *Termopsis* noch Reste eines Ovipositors und es lassen sich die vorderen und äußeren Gonapophysen nachweisen. Bei allen übrigen *Isoptera* fehlen die Gonapophysen vollständig. Styli fehlen den entwickelten Weibchen, finden sich jedoch häufig bei den Männchen, Kriegern und Arbeitern (IMMS 1925).

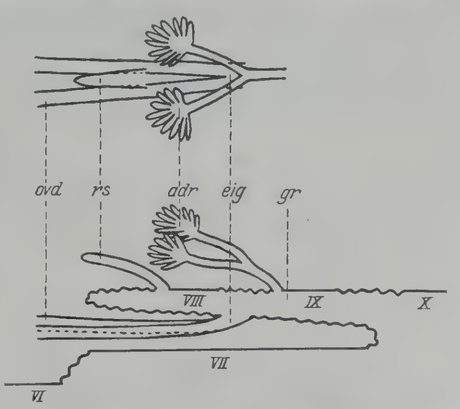


Abb. 66. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Isoptera*. *VI, VII, VIII, IX, X* 6., 7., 8., 9., 10. Sternit, *adr* Anhangsdrüsen, *eig* Eiergang, *gr* Genitalraum, *ovd* Ovidukte, *rs* Receptaculum seminis.

Die weiblichen Geschlechtsausführgänge sind nach HOLMGREEN (1909) vollständig paarig und bestehen aus zwei Ovidukten, die dicht nebeneinander zwischen dem 7. und 8. Sternit in die Ventralwand des Genitalraumes ein Stück vor seinem Vorderende einmünden. Nach IMMS (1925) münden die paarigen Ovidukte durch eine gemeinsame Geschlechtsöffnung nach außen. BUGNION (1920) gibt an, daß bei den *Isoptera* eine kurze Vagina entwickelt sei. Es scheint also, als wenn bei einem Teil der *Isoptera* noch eine ganz kurze Scheide wie bei den

Blattariae vorhanden wäre, daß aber bei manchen Formen sekundär (nicht primär wie bei den *Ephemerida*) die gesamten weiblichen Geschlechtsausführwege paarig geworden sind, indem die Vagina vollkommen reduziert wurde. In der Dorsalwand des Genitalraumes mündet weiter vorn das Receptaculum seminis, das bei *Leucotermes* nach Holmgreen (1909) einen einfachen muskulösen Schlauch darstellt, und weiter hinten der unpaare Ausführungsgang der Anhangsdrüsen. Diese bestehen aus zwei muskulösen Schläuchen, an deren Enden zahlreiche Drüsenkanälchen einmünden. Nach Holmgreen (1909) würden sowohl das Receptaculum seminis als auch die Anhangsdrüsen zwischen dem 7. und 8. Segment münden. Erst hinter der Anhangsdrüsenmündung zeichnet er das 8. Sternit. Imms (1925) dagegen zeichnet zwischen der Mündung des Receptaculum seminis und der Anhangsdrüsen ein Sternit, das er als 9. Sternit bezeichnet, infolge seiner irrigen Annahme, daß das 8. Sternit in der Ventralwand des Genitalraumes gelegen sei. Obiges Sternit ist also richtig als 8. und das hinter der Anhangsdrüsenmündung als 9. Sternit zu bezeichnen. Dann sind die Verhältnisse genau so, wie bei den *Blattariae*. Die andere Deutung von Holmgreen (1909) ist sicherlich dadurch hervorgerufen, daß bei der von ihm untersuchten Form das 8. und 9. Sternit nur mehr lateral differenziert ist, so daß es schwer fallen dürfte zu entscheiden, welche Teile in der Mediane, wo die Öffnungen des Receptaculum seminis und der Anhangsdrüsen gelegen sind, zu den einzelnen Sterniten gehören. Bei *Leucotermes* ist nach Holmgreen (1909) die Öffnung des Receptaculum seminis weiter vorn gelegen als die weibliche Geschlechtsöffnung, und es verläuft eine tiefe stark chitinisierte Samenrinne von der Mündung des Receptaculum seminis in der Dorsalwand des Genitalraumes bis zu der Stelle nach hinten, gegenüber der die Geschlechtsöffnung liegt.

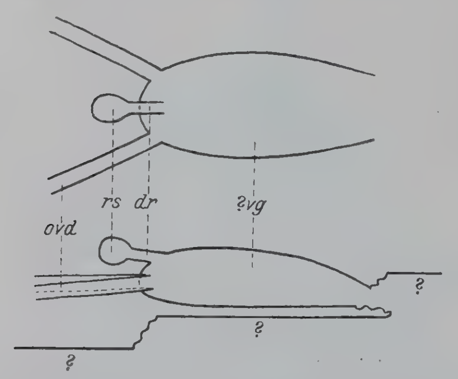


Abb. 67. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Corrodentia*. *dr* Ductus receptaculi, *ovd* Ovidukte, *rs* Receptaculum seminis, *?vg* ? Vagina.

4. *Zoraptera*.

Die weiblichen Geschlechtsorgane der *Zoraptera* sind noch unbekannt. Äußerlich sichtbare Gonapophysen fehlen jedenfalls (Handlirsch 1924, Imms 1925).

5. *Corrodentia* (Abb. 67).

Die weiblichen Geschlechtsausführgänge der *Corrodentia* sind nach Berlese (1909) und Imms (1925) sehr einfach gebaut. Die kurzen Ovidukte vereinigen sich zu einer sehr kurzen Vagina, in deren Dorsalwand ein kleines kugeliges Receptaculum seminis mit sehr kurzem Stiel mündet. Anhangsdrüsen fehlen, nur Imms (1925) gibt an, daß Nitsche (Imms 1925 zitiert diese Arbeit nicht und auch mir ist sie unbekannt geblieben) vor vielen Jahren eine eigentümliche Anhangsdrüse beschrieben habe. Diese bestehe aus ein bis vier kleinen Säckchen, die durch je einen engen Kanal mit einem gemeinsamen Ausführungsgang verbunden seien. Die Lage der Geschlechtsöffnung wird nirgends angegeben. Nach Enderlein (1903) und Handlirsch (1924) sind meist zwei Paare von Gonapophysen am 8. und 9. Sternit vorhanden.

6. *Mallophaga* (Abb. 68).

Die weibliche Geschlechtsöffnung der *Mallophaga* liegt hinter dem 7. Sternit. Dieses ist kräftig entwickelt und begrenzt wie bei den anderen *Blattaeformia* einen wohlausgebildeten Genitalraum. Das 8. und 9. Sternit liegen in der Dorsalwand des Genitalraumes und sind nach STRINDBERG (1916) sehr kompliziert gebaut. Jedoch lassen sich die Grenzen des nur schwach chitinisierten 8. und 9. Sternites in vielen Fällen nicht mehr erkennen, so daß man auf Analogieschlüsse mit ähnlich gebauten anderen *Blattaeformia* angewiesen ist. Gonapophysen fehlen nach der Angabe der meisten Untersucher. Nur HANDLIRSCH (1924) gibt an, daß am 8. Sternit kleine gonapophysenartige Anhänge vorkommen.

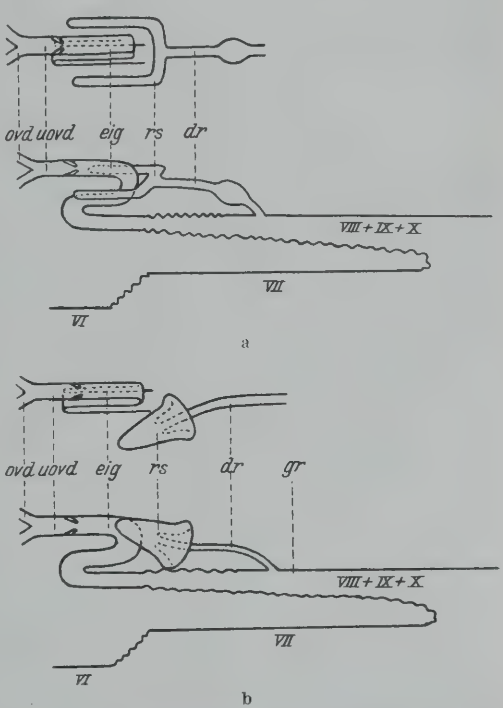


Abb. 68. Schemata des weiblichen Geschlechtsapparates der *Mallophaga*. a mit bilateralem Receptaculum seminis, b mit radiärem Receptaculum seminis. *VI, VII, VIII, IX, X* 6., 7., 8., 9., 10. Sternit. *dr* Ductus receptaculi, *eig* Eiergang, *gr* Genitalraum, *ovd* Ovidukte, *rs* Receptaculum seminis, *uovd* unpaarer Ovidukt.

STRINDBERG (1916) suchte zu zeigen, daß die weibliche Geschlechtsöffnung am 8. Sternit gelegen sei. Er findet bei *Gliricola* und *Gyropus* am Hinterrand des 7. Sternites noch eine Lamelle, die er als vordere Hälfte des 8. Sternites deutet und bringt auch einen Längsschnitt durch ein Jugendstadium von *Gyropus*, wonach es den Anschein hat, als entstünde die Anlage der Vagina etwa auf der Mitte des 8. Sternites. Im Längsschnitt durch das entwickelte Tier zeigt sich der vordere Teil des 8. Sternites als Schnitt durch eine kleine Chitinplatte hinter dem 7. Sternit, die die sekundäre Geschlechtsöffnung ventral begrenzt. Da STRINDBERG in seinen späteren Arbeiten (1918, 1919) nirgends mehr diese Chitinplatte zeichnet, sondern man aus seinen Abbildungen von Längsschnitten ersehen kann, daß das 7. Sternit allein den Genitalraum ventral begrenzt, glaube ich nicht, daß diese kleine Chitinplatte bei *Gliricola* und *Gyropus* wirklich dem 8. Sternit angehört, sondern daß es sich lediglich um eine sekundäre Bildung in der Intersegmentalhaut zwischen 7. und 8. Sternit handelt, wie z. B. auch bei den Valven zahlreicher *Blattariae*. Es könnte sich aber natürlich auch um eine geringfügige Verschiebung der Geschlechtsöffnung auf das 8. Sternit handeln.

Der Genitalraum stellt eine niedere, aber breite und tiefe Tasche dar, in der verschiedene Chitindifferenzierungen, wie Leisten, Zähnchen usw. auftreten können. In sein Vorderende mündet die Vagina, die mehr minder stark S-förmig gekrümmt ist. Sie ist deutlich mit Chitin ausgekleidet. An sie schließt sich vorn ein

unpaares Gangstück an, dem die Chitinintima vollständig fehlt und das sich vorn bald in die beiden Ovidukte spaltet. Es handelt sich hier offenbar tatsächlich um einen unpaaren, mesodermalen Gang, der durch Verschmelzung der Anlagen der paarigen Ovidukte entstanden ist und den ich als unpaaren Ovidukt bezeichne. An der Grenze zwischen Vagina und unpaarem Ovidukt kommt es häufig zu Faltenbildungen (z. B. *Gyropus*) oder zu einer blasigen Erweiterung (*Gliricola*). Vagina und unpaarer Ovidukt sind sehr muskulös, häufig z. B. bei *Gyropus* (Strindberg 1916) finden sich im Mündungsbereich der Vagina Ringmuskeln, während der übrige Teil der Vagina von Längsmuskeln überzogen ist. Der unpaare Ovidukt ist wieder von Ringmuskeln umhüllt. Größere Schwierigkeiten macht die Deutung der Anhangsorgane, die in die Dorsalwand des Genitalraumes münden. Bei Strindberg (1916, 1917, 1918, 1919) finden sich sowohl Angaben über eine Anhangsdrüse, als auch über ein Receptaculum seminis, die jedoch nie gleichzeitig auftreten. Dagegen stimmen sie in den Grundzügen des Aufbaues und in der Ausmündung vollkommen überein. Strindberg hat nach meiner Ansicht die einfacher gebauten Receptacula seminis nicht als solche erkannt, sondern als Anhangsdrüsen gedeutet. Bei *Gliricola* beschreibt er neben der sogenannten Anhangsdrüse eine Bildung, die er als Receptaculum seminis zu deuten sucht; darauf komme ich später noch zu sprechen. Soweit bis jetzt eingehender untersucht, lassen sich an den Receptacula seminis durchwegs ein sehr kräftig chitinisierter Ausführungsgang und eine nur mit feinem Chitin ausgekleidete Samenkapsel unterscheiden. Die Mündung des Receptaculum seminis liegt stets in der Dorsalwand des Genitalraumes vor dem 8. Sternit, also genau wie bei den übrigen *Blattaeformia*. Eine Muskulatur fehlt ihm vollkommen. Strindberg (1918, 1919) stellt, abgesehen von den ganz primitiv gebauten Receptacula seminis bei *Gliricola* und *Gyropus*, die er als Anhangsdrüsen deutet, sechs verschiedene Bautypen auf. Meiner Ansicht nach lassen sich jedoch zwei Hauptgruppen unterscheiden: 1. der bilaterale Typus und 2. der radiäre Typus. Zum ersten Typus gehört die größte Zahl der bis jetzt beschriebenen Receptacula seminis der *Mallophaga*. Die einfachste Form des bilateralen Typus stellt das Receptaculum seminis von *Gliricola gracilis* N. dar. Es stellt nach Strindberg (1916) eine unpaare Ausstülpung des Genitalraumes am Vorderrande des 8. Sternites dar und besteht aus einer vorwärts gerichteten schlauchförmigen Einstülpung mit zwei großen seitlichen Divertikeln. Der kurze, nicht scharf abgesetzte Ausführungsgang ist von dickem Chitin ausgekleidet. Ventral ist die Mündung des Receptaculum seminis von einer großen, median tief gespaltenen Falte der Dorsalwand des Genitalraumes bedeckt. Diese Falte umschließt mit der Dorsalwand des Genitalraumes eine Tasche, deren vorderster Teil von Strindberg (1916) als Receptaculum seminis zu deuten versucht wurde. Ähnlich ist der Bau des Receptaculum seminis bei *Tetrophthalmus*. Nach Grosse (1885) münden in eine kolbige Erweiterung des Genitalraumes, die wohl im wesentlichen als Ausführungsgang des Receptaculum seminis zu deuten ist, zwei kolbenförmige Receptacula seminis, die den beiden Divertikeln bei *Gliricola* entsprechen dürften. *Gyropus ovalis* N. (Strindberg 1916) besitzt ebenfalls ein sehr einfaches Receptaculum seminis, das jedoch etwas abweichend gebaut ist. Es besteht lediglich aus einer nach hinten gerichteten, schlauchförmigen Aussackung der Dorsalwand des Genitalraumes, dessen kurzer, weiter, unscharf abgesetzter Ausführungsgang mit starkem Chitin ausgekleidet ist. Bei den folgenden Formen ist immer ein stark chitinisierter Ausführungsgang scharf von der eigentlichen Samenkapsel geschieden: Die Samenkapsel von *Goniodes falciformis* N. ist ein vorn etwas angeschwollener, weiter, dünnwandiger Schlauch, in den hinten von der Seite der lange U-förmig gekrümmte Ausführungsgang eintritt. Er mündet nicht direkt in den Genitalraum, sondern in eine große, dorsale,

taschenförmige Aussackung desselben (Strindberg 1919). Bei *Goniodes compar* N. besteht die Samenkapsel aus einem in der Mitte eingeschnürten Sack, wobei die beiden seitlichen Divertikel blasenförmig vortreten. Der Ausführungsgang ist sehr kurz und mündet oberhalb einer nach vorn gerichteten Falte der Dorsalwand des Genitalraumes. Bei *Philopterus* erweitert sich der Ausführungsgang vorn trichterförmig und geht in eine zweilappige Samenkapsel über (Kramer 1869). Bei *Pseudomenopon tridens* N. besteht der Behälter aus einem U-förmigen, an beiden Enden geschlossenen Schlauch, in dessen Mitte der Ausführungsgang ansetzt. Dieser ist zuerst eng, schwillt dann zu einer mächtigen Blase an, an der seitlich eine zweite gleichgroße Blase mit kurzem Stiel sitzt und mündet dorsal in den Genitalraum aus. Bei *Menopon mesoleucum* N. besteht der Behälter aus zwei Blasen mit dünnen Stielen, die sich zu einem kurzen unpaaren Gang vereinigen, an den sich der Ausführungsgang anschließt, der in der Mitte etwas kugelig angeschwollen ist. Die Mündung des Ausführungsganges liegt bei den beiden letzten Formen über einer nach hinten gerichteten Falte der Dorsalwand des Genitalraumes (Strindberg 1917, 1918).

Um den Unterschied der nach dem radiären Typus gebauten Receptacula seminis von den eben beschriebenen besonders deutlich zu zeigen, ist es vorteilhaft, zuerst ein besonders typisch gebautes Receptaculum seminis der zweiten Gruppe zu besprechen. Bei *Docophorus ocellatus* N. und *pertusus* N. ist der Ausführungsgang lang, stark chitinisiert und leicht gebogen. An seinem vorderen Ende sitzt die kugelige Samenkapsel, in die die Mündung des Ausführungsganges etwas eingestülpt ist, so daß die Kapsel etwa die Form eines Pilzhutes erhält. Die Samenkapsel ist von dünnem Chitin ausgekleidet, nur am Rande des Pilzhutes, der Lage nach etwa entsprechend dem Ringkanal einer Meduse, ist das Lumen in Form eines Ringes erweitert und von kräftigem Chitin ausgekleidet. Auf der nach vorn gerichteten Fläche der Samenkapsel ist die Wand an einer Stelle etwas nach innen eingestülpt und hier von etwas anderem Epithel gebildet. Der in der Grundlage radiärsymmetrische Bau ist dadurch, daß das Receptaculum seminis zwischen andere Organe eingelagert ist, oft weitgehend gestört. Bei *Nirmus uncinosus* N. ist der Ausführgang stärker gewunden, der stark chitinisierte Ringkanal der Samenkapsel liegt eng um die Eintrittsstelle des Ausführungsganges herum. Daran schließt sich ein abgeplatteter, gangförmiger Teil der Kapsel, der in eine weite Tasche führt (Strindberg 1918). Bei *Ornithobius bucephalus* Gieb. besteht die Samenkapsel aus einem weiten U-förmig gebogenen Schlauch, in dessen eines Ende der kräftig chitinisierte Ausführgang mündet. Auch hier schiebt er sich etwas nach innen vor und um seine Mündung läßt sich eine kleine, stark chitinisierte Ringfurche feststellen (Strindberg 1919).

Charakteristisch für den zweiten, radiären Typus des Receptaculum seminis ist der stark chitinisierte Ringkanal, sowie das Fehlen jeglicher paariger seitlicher Divertikel. Als Ausgangspunkt für diesen Typus sind wohl jene Formen des Receptaculum seminis anzusehen, die ich noch zum bilateralen Typus stellte, wo aber paarige seitliche Divertikel fehlen, ein starker chitinisierter Ringkanal jedoch ebenfalls noch nicht ausgebildet ist, wie bei *Gyropus ovalis* N. und *Goniodes falciformis* N. Bei einer Anzahl von *Mallophaga* (*Menopon pallidum* N., *Trichodectes climax* N. und *crassus* N., *Lipeurus variabilis* N.) fehlt ein Receptaculum seminis vollkommen. Das Sperma findet sich dann häufig im unpaaren Eileiter.

Kramer (1869) bezeichnet unpaaren Eileiter, Vagina und Genitalraum gemeinsam als Eiergang, während Nusbaum (1882) den Genitalraum als Vagina bezeichnet (ebenso Imms 1925) und die Vagina als Uterus.

Die Angaben von Nusbaum (1882) über die Anhangsorgane und deren Mündungen bei *Lipeurus bacillus* N. und *Goniocotes hologaster* N. stimmen mit den bis-

her beschriebenen in keiner Hinsicht überein. Es soll sich sowohl eine hufeisenförmige Anhangsdrüse an der Grenze zwischen Vagina und Genitalraum finden, als auch ein Receptaculum seminis, das mit sehr langem Ausführungsgang in den hintersten Teil des Genitalraumes nahe der Vulva mündet. Die Anhangsdrüse stellt wahrscheinlich nur eine Ausstülpung des Genitalraumes über der Mündung der Vagina dar, während das Receptaculum seminis hier vielleicht wirklich weit hinten ausmündet.

Auch Imms (1925) gibt für *Eurymetopus* neben dem Receptaculum seminis noch eine kugelige Anhangsdrüse an.

7. *Siphunculata* (Abb. 69).

Der weibliche Geschlechtsapparat der *Siphunculata* besteht aus einer ziemlich weiten, schlauchförmigen Vagina, in deren Vorderende die bei *Phthirius inguinalis* Leach (Landois 1864) sehr kurzen und weiten, bei *Pediculus* (Patton u. Cragg, aus Imms 1925) aber ziemlich engen Ovidukte einmünden. Ein Paar von großen, etwas gelappten Anhangsdrüsen münden bei *Phthirius* in die Vagina hinter den Eintrittsstellen der Ovidukte, bei *Pediculus* in die Ovidukte selbst. Bei dieser Form fehlt ein Receptaculum seminis. Bei *Phthirius inguinalis* Leach besteht es aus einer birnförmigen Kapsel und einem langen dünnen Stiel, der nach der Abbildung vorn dorsal zwischen den Ovidukten mündet, während er sich nach der Beschreibung von Landois (1864) nahe der Geschlechtsöffnung öffnen soll. Der Ausführungsgang des Receptaculum seminis mündet nicht direkt in die Samenkapsel, sondern ist, soweit man aus der nicht ganz klaren Beschreibung von Landois entnehmen kann, in Form eines Zylinders ein Stück in das Innere der Kapsel eingesenkt. Diese Region der sonst nur schwach chitinisierten Samenkapsel ist von sehr starkem Chitin ausgekleidet. Dieser Bau erinnert sehr an die radiär gebauten Receptacula seminis mancher *Mallophaga*, denn durch die Vorstülpung der Mündung des Ductus receptaculi bei *Phthirius* kommt es ebenfalls zur Bildung eines Ringkanals, in dessen Bereich nach der Beschreibung von Landois allein die Chitinintima der Kapsel stark verdickt ist. Über die Lage der Geschlechtsöffnung bei den *Siphunculata* ist noch nichts sicheres bekannt. Jedenfalls scheint es nicht zur Bildung eines Genitalraumes zu kommen. Nach Handlirsch (1924) und Imms (1925) sitzen am 8. Sternit ein Paar kleine, gonapophysenartige Fortsätze.

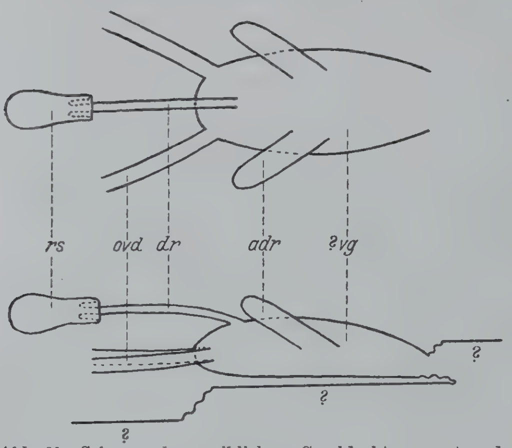


Abb. 69. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Siphunculata*. *adr* Anhangsdrüsen, *dr* Ductus receptaculi, *ovd* Ovidukte, *rs* Receptaculum seminis, *? vg* ? Vagina.

G. Coleopteroidea.

1. *Coleoptera* (Abb. 70).

Keine andere Insektenordnung ist so mannigfaltig in ihrem Bau wie die *Coleoptera*, und der Geschlechtsapparat übertrifft die anderen Organsysteme noch

bei weitem. Sowohl die Ausführungsgänge und ihre Anhänge als auch die mit der Eiablage zusammenhängenden Modifikationen der Segmente am Abdomenende

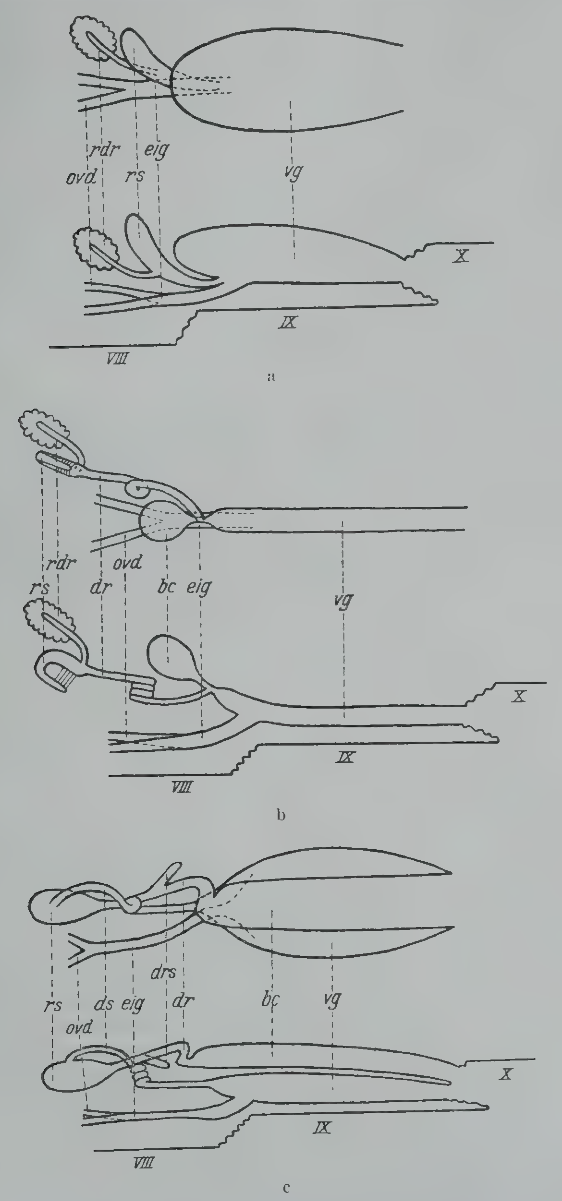


Abb. 70. Schemata des weiblichen Geschlechtsapparates der *Coleoptera*. a mit sackförmiger Vagina, b mit röhrenförmiger Vagina, c mit doppelter Geschlechtsöffnung. *VIII*, *IX*, *X* 8., 9., 10. Sternit, *bc* Bursa copulatrix, *dr* Ductus receptaculi, *drs* Anhangsdrüse des Ductus receptaculi, *ds* Ductus seminalis, *eig* Eiergang, *ovd* Ovidukte, *rdr* Receptaculardrüse, *rs* Receptaculum seminis, *vg* Vagina.

der Weibchen zeigen eine Verschiedenartigkeit sondergleichen. Ebenso zahlreich sind die Arbeiten, die sich mit dem Bau des Geschlechtsapparates beschäftigen. Das Hauptaugenmerk wurde vor allem auf die äußerlichen Umformungen gelegt, die sich in der Bildung einer Legeröhre äußern. Aber auch die Geschlechtsausführungswege wurden vielfach untersucht. Größere Zusammenfassungen gaben aber nur STEIN (1847) in seiner grundlegenden Monographie über die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer, sowie BERLESE (1909), während die anderen Untersucher sich darauf beschränkten, den Geschlechtsapparat der von ihnen studierten Formen zu beschreiben.

Die weibliche Geschlechtsöffnung der *Coleoptera* liegt, wie jetzt wohl sicher nachgewiesen ist, entgegen der Ansicht mancher, vor allem älterer Untersucher, hinter dem 9. Sternit, also an der gleichen Stelle wie im männlichen Geschlecht. Seitdem man Klarheit gewonnen hat über die Segmentzahl des Abdomens der Insekten und im besonderen der *Coleoptera*, mußte sich diese Ansicht mit wenigen Ausnahmen (z. B. BLUNCK 1922, HANDLIRSCH 1925) allgemein durchsetzen, da das 9. Sternit in den allermeisten Fällen als solches noch sehr wohl zu erkennen ist (siehe weiter unten).

Hinsichtlich der Geschlechtsausführungsgänge stütze ich mich im wesentlichen auf STEIN (1847). Die Eileiter sind paarig, nur bei einigen *Scarabaeidae* (*Coprini*) mit nur einem Ovar unpaar (HEYMONS 1930, WILLIMZIK 1930), meistens ziemlich kurz und weit und vereinigen sich zum unpaaren Eiergang, der von sehr verschiedener Länge sein kann und in die Vagina mündet. Die Eileiter sind manchmal sehr erweiterungsfähig und dienen dann, wie sonst die Eierkelche, zur Ansammlung der Eier. Bei den *Hydrophilidae* stehen mit den Eileitern Drüsen in Verbindung, und zwar zwei Sorten. Die eine Art besteht bei *Hydrous* und *Hydrophilus* aus acht langen, fadenförmigen, geschlängelten Schläuchen, von denen nur einer einmal gabelig verästelt ist. Sie münden eng beisammen in den Anfangsteil der Eileiter. Bei *Hydrobius* finden sich jederseits sieben Drüsenschläuche, die auf den ersten Anblick leeren Eiröhren gleichen und mit gemeinsamem Ausführungsgang in den Eierkelch münden. Außerdem sitzen den Eileitern noch mehrere kurze, lappige Blindsäcke auf. Bei *Helophorus* sind die schlauchförmigen Drüsen ähnlich wie bei *Hydrobius*, ferner münden in die Eileiter noch je vier kürzere Drüsenschläuche aus. Auch bei anderen Gattungen dieser Familie finden sich ähnliche Drüsen. Sie sollen nach der Ansicht der meisten Forscher den Eikokon bilden, nach WESENBERG-LUND (1915) dienen dazu jedoch Drüsen, die an der Basis der Styli (?) münden. Gegen die erste Ansicht scheint mir vor allem zu sprechen, daß eine Befruchtung der Eier, die bereits von dem gesamten Sekret, das zur Bildung des Eikokons vonnöten ist, begleitet sind, sehr erschwert sein muß. Nach IMMS (1925) soll auch *Dytiscus* solche Eileiterdrüsen besitzen, was sicherlich auf einer Verwechslung mit *Hydrous* beruht. Der Eiergang ist ein weiter, röhrenförmiger Schlauch von sehr verschiedener Länge, oft nur sehr kurz, der von der Vagina meist sehr scharf abgesetzt ist, indem er nicht in ihr Vorderende, sondern auf ihrer Ventralseite mündet und diese außerdem noch ein bedeutend weiteres Lumen besitzt. Nur in wenigen Fällen, wo die Vagina einfach die Fortsetzung des Eierganges darstellt, ist eine scharfe Scheidung nicht möglich. Drüsige Anhangsorgane sind am Eiergange nie beobachtet worden, wohl aber sind gelegentlich Teile der Wandung drüsig. Bei vielen *Staphylinidae* und *Histeridae* ist der Anfang des Eierganges zu einem umfangreichen Sack erweitert, dessen Wand von Drüsenzellen gebildet wird, die zur Zeit, wo die Eier im Ovar reif sind, ein dickflüssiges Sekret absondern. Über die Funktion dieses Sekretes ist nichts bekannt. Manchmal entsendet der Drüsensack einen kleinen Zipfel nach vorn zwischen die Eileiter. Gelegentlich ist der ganze Eier-

gang drüsig (*Hister*, *Platysoma*, STEIN 1847) oder er besitzt in der Mitte eine rundliche dickwandige drüsige Erweiterung (*Paederus*, STEIN 1847). Größere Schwierigkeiten macht es zu entscheiden, in welchen Teilen eine Chitinintima vorhanden ist und in welchen nicht. Nach STEIN (1847) ist die Epithelialhaut, die stets durchsichtig und farblos, ohne eine Andeutung einer Zusammensetzung aus Zellen ist, dafür aber häufig mit stachelartigen, oft dunkler gefärbten Anhängseln besetzt und in Falten gelegt ist und dadurch sich eindeutig als Chitinintima zu erkennen gibt, eine Fortsetzung der inneren Haut der Eiröhren und findet sich in sämtlichen Ausführungsgängen. Da die Chitinintima in den Gonaden aber sicherlich fehlt, so muß STEIN ein Beobachtungsfehler unterlaufen sein. Es läßt sich daher aber aus seinen Angaben nicht feststellen, bis wohin sie wirklich verläuft und wo er sie nur irrtümlich zu sehen glaubte. Durch die ontogenetischen Untersuchungen von PRUTHI (1924) und mir (1928) wurde festgestellt, daß die Ovidukte im wesentlichen mesodermalen, der Eiergang aber ektodermalen Ursprungs ist. Es steht also zu erwarten, daß die Chitinintima immer etwa an der Grenze zwischen dem Eiergang und den Ovidukten endet, wobei manchmal die Endteile der Ovidukte noch ektodermaler Herkunft durch Spaltung der Anlage des Eierganges und daher von einer Chitinintima ausgekleidet sein mögen, manchmal hingegen der vorderste Teil des Eierganges aus einer Verschmelzung der mesodermalen Eileiter entstanden sein und daher einer Intima entbehren kann. Umhüllt sind die Geschlechtsausführgänge von den Eikelchen angefangen mit einer im allgemeinen gegen die Vagina zu an Dicke zunehmenden Muskelschichte. Das Epithel der Eileiter und des Eierganges sondern nach STEIN (1847) eine Flüssigkeit ab, die die Gänge schlüpfrig erhält. Bei großen *Lamellicornia* konnte STEIN (1847) im Endteil des Eierganges große Drüsenzellen mit feinen Ausführungskanälchen feststellen.

Den letzten Abschnitt der weiblichen Geschlechtsausführgänge bildet die Vagina, die durch die weibliche Geschlechtsöffnung hinter dem 9. Sternit nach außen mündet. Sie stellt einen mehr minder langen, sehr muskulösen Schlauch oder Sack dar, mit sehr niederem Epithel und sehr dicker und fester Chitinintima, die sich oft stellenweise zu richtigen Chitinplatten verhärtet und dann wie das den Körper umhüllende Chitin rostrote Färbung zeigt. Gelegentlich finden sich solche Chitinplatten um die Mündung des Eierganges in die Vagina (*Platynus*, *Calosoma*, STEIN 1847) oder es ist das Chitin der Ventralwand der Vagina knapp hinter der Einmündung des Eierganges zu einem besonderen, im Querschnitt etwa I-förmigen Chitingebilde verhärtet (*Carabus*, FRANZ 1929). Besonders häufig sind solche Bildungen im vorderen, blinden Ende der Vagina, die oft als Bursa copulatrix scharf abgesetzt ist (siehe unten). Bei *Cicindela* ist fast die ganze Bursa copulatrix verhornt. Einzelne Chitinplatten finden sich bei verschiedenen Familien (z. B. manche *Coccinellidae*, VERHOEFF 1895a). Besonders reich an verschieden geformten, oft mit Zähnchen besetzten Chitinplatten in der Bursa copulatrix sind die *Elateridae* (STEIN 1847, HORST 1922).

Auch wenn keine typische Bursa copulatrix ausgebildet ist, so finden sich doch gelegentlich in dem vorderen, blinden Ende der Vagina knapp vor der Einmündung des Eierganges kleine Chitinstacheln (*Byrrhus*, *Brachyderes*, STEIN 1847), während der hinter der Einmündung des Eierganges gelegene Teil der Vagina sehr selten (siehe oben) besondere Chitinbildungen trägt. Eine Ausnahme macht nach STEIN (1847) nur *Oedemera virescens* L., wo sich knapp hinter der Eintrittsstelle des Eierganges einige Stachelquerreihen finden. Im hintersten Teile der Vagina finden sich gelegentlich ganz feine Chitinzähnchen und dorsal oder ventral ist median eine mehr minder lange Hornleiste ausgebildet. Die Chitinintima der sackförmigen Vagina (siehe unten) ist meist ganz gleichartig und

zeigt viel seltener besondere Bildungen (manche *Carabidae*, siehe oben). Feine Zähnchen nahe der Mündung der Vagina finden sich des öfteren.

Das Epithel der Vagina ist meist nicht drüsig, doch kommen Ausnahmen vor. Bei *Byrrhus pilula* L. finden sich im blinden Ende der Vagina, soweit sie mit Stachelzähnchen besetzt ist, große Drüsenzellen mit feinen Ausführungskanälchen. Ebenso sind die verhornten Platten bei *Carabus* von feinen Kanälchen durchsetzt, die in langgestreckten Drüsenzellen enden. Am stärksten soll nach Stein (1847) die Drüsenzellschichte bei den drüsenartigen Begattungstaschen von *Meloë*, *Notoxus* und *Hylobius abietis* L. sein. Für die ersten beiden Gattungen gibt Stein Abbildungen. Es handelt sich dabei jedenfalls um hochdifferenzierte Formen, vor allem bei *Notoxus* scheint ein Receptaculum seminis zu fehlen und die Bursa copulatrix deren Aufgabe übernommen zu haben und jenes ist ja häufig drüsig. Daß es sich hier nicht etwa um ein echtes Receptaculum seminis handelt, scheint daraus hervorzugehen, daß Stein darin Spermatophoren abbildet, während sich in einem richtigen Receptaculum seminis solche niemals finden. Auch bei *Meloë* liegen Verhältnisse ganz besonderer Art vor, wie schon die ungewöhnliche Einmündung der Receptaculardrüse auf der dem Receptaculum seminis abgekehrten Seite des Stieles der Bursa copulatrix zeigt. Da Stein für *Hylobius abietis* L. keine Abbildung gibt, ist es nicht möglich, über die Verhältnisse bei dieser Art sich ein Urteil zu bilden. Die Muskulatur der Vagina besteht meist aus einer inneren dicken Ringmuskelschichte und einer äußeren schwächeren Lage von längsverlaufenden Fasern. Die Muskulatur der Bursa copulatrix ist meist viel schwächer und die Fasern verlaufen wirr durcheinander. Die Vagina vermag mächtige peristaltische Bewegungen auszuführen.

Die Form der Vagina wird wesentlich beeinflußt durch die Art, wie der Eiergang und das Receptaculum seminis einmünden, sowie durch das Vorhandensein oder Fehlen einer wohlentwickelten Legeröhre. Stein (1847) unterscheidet nach der Gestalt der Vagina zwei Formenreihen, die sackförmige und die röhrenförmige Vagina. Die beiden Gruppen sondern sich ziemlich scharf, doch kommen auch Übergangsformen vor. Diese Scheidung hat keinerlei größeren systematischen oder phylogenetischen Wert, da nahe verwandte Familien, ja selbst Gattungen verschiedenen Gruppen angehören können, jedoch eignet sie sich vorzüglich, um einen Überblick über die Formenmannigfaltigkeit zu gewinnen. Außerdem zeigt sich eine weitgehende Abhängigkeit der Form der Vagina von dem Auftreten einer wohlausgebildeten, langen und engen Legeröhre. Alle Formen, die eine solche besitzen, und nur diese, haben zugleich auch eine röhrenförmige Vagina. Die wenigen Gruppen, die sich noch nicht einfügen lassen, sind auf den Besitz einer Legeröhre oder den Bau der Vagina noch nicht geprüft worden. Einige Familien, in denen sich Anfänge zur Bildung einer Legeröhre zeigen, die aber noch wenig typisch, kurz und weit ist, besitzen auch noch eine sackförmige Vagina (*Cicindelidae*, *Hydrophilidae* u. a.). Da manchmal nahe verwandte Formen einer Familie in der Ausbildung einer Legeröhre und damit im Bau der Vagina voneinander abweichen, kommt es hie und da zu einem scheinbaren Widerspruch zwischen den Angaben verschiedener Autoren, der aber wohl nur darauf zurückzuführen ist, daß nicht die gleichen Arten hinsichtlich der Legeröhre und der Vagina untersucht wurden (z. B. bei den *Bostrychidae*). Da sich sicherlich polyphyletisch in zahlreichen Familien der *Coleoptera* eine Legeröhre und damit eine röhrenförmige Vagina entwickelt hat, müßte ich jetzt um halbwegs Vollständigkeit zu erzielen, eine lange Reihe von Familien aufzählen, in denen die eine oder die andere Ausbildungsweise vorherrscht, da es nicht möglich ist, größere einheitliche Gruppen festzustellen. Ich verweise daher lieber auf Stein, der in seiner Monographie über die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer (1847) auf S. 69

und 71 eine ziemlich vollständige Zusammenstellung über das Auftreten der beiden Formen der Vagina innerhalb der *Coleoptera* gibt. Zugleich bespricht er auf den S. 12—21 den Bau und das Auftreten einer Legeröhre. Besonders leicht ist die Orientierung auch an Hand der zahlreichen Abbildungen. Eine vorzügliche Zusammenstellung über das Auftreten einer Legeröhre läßt sich aus der Arbeit von TANNER (1927) auf Grund der zahlreichen Abbildungen gewinnen. Es ergibt sich aus diesen Befunden von selbst, daß die sackförmige Vagina das primäre ist und daß die Entstehung der röhrenförmigen Vagina Hand in Hand ging mit der Ausbildung einer langen und engen Legeröhre, in der eine so weite Tasche, wie sie die sackförmige Vagina darstellt, gar keinen Platz fände. Auffällig ist nur, daß es mit der Entwicklung der röhrenförmigen Vagina in den meisten Fällen auch zur Differenzierung einer Bursa copulatrix kommt, die der sackförmigen Vagina fast immer fehlt. Ein causaler Zusammenhang mit der Ausbildung der Legeröhre läßt sich hier nicht mehr finden, wahrscheinlich liegt der Grund darin, daß die langgestreckte röhrenförmige Vagina für die Abgliederung ihres vordersten Abschnittes zu einer Bursa copulatrix wesentlich geeigneter war.

Die erste Reihe stellen die Formen mit sackförmiger Vagina dar. In seltenen Fällen tritt der Eiergang in das Vorderende der Vagina ein und ist von dieser nicht scharf abgesetzt (einzelne *Staphylinoidea* und *Chrysomelidae*, *Lathridius*). Manchmal ist nur eine histologische Scheidung möglich, indem der hintere muskulösere Teil als Vagina anzusprechen ist (manche *Staphylinidae*). Meist mündet jedoch der Eiergang auf der Ventralseite der Vagina. Am wenigsten ausgebildet ist diese bei den *Staphylinidae*, wo sie nur eine Aussackung über dem Ende des Eierganges darstellt. Sonst ist die sackförmige Vagina meist wohlentwickelt und stellt bald eine bauchige, nach hinten verengte oder eiförmige Tasche, bald einen mäßig langen, weiten, zylindrischen oder keulenförmigen Sack dar. Hinsichtlich der Einmündung des Eierganges auf der Ventralseite der Vagina lassen sich zwei extreme Fälle unterscheiden, die jedoch durch alle Übergänge miteinander verbunden sind. Entweder mündet der Eiergang ganz vorn ein und die Vagina erscheint dann als eine vor allem dorsal stark erweiterte Verlängerung desselben oder aber er mündet ganz hinten in die Vagina und diese stellt dann einen gesonderten, dorsal vom Eiergang gelegenen Sack dar. Einen besonderen hierher gehörigen Fall stellen die *Hydroporini* unter den *Dytiscidae* mit doppelter Geschlechtsöffnung dar, wo der Eiergang scheinbar getrennt von der Vagina ventral von ihr nach außen mündet. Die Entwicklungsgeschichte lehrt hier jedoch, daß der hintere Teil des scheinbaren Eierganges ontogenetisch einen Teil der Vagina darstellt, der nur ganz selbständig geworden ist. Ähnliche Verhältnisse mögen wohl auch bei jenen Formen vorliegen, wo der Eiergang sehr weit hinten in die Vagina mündet. Ausnahmsweise kommt es auch zur schärferen Absetzung einer Bursa copulatrix, während sehr oft das vordere blinde Ende der Vagina als solches dient. Bei *Meloë* und *Notoxus* ist die Vagina typisch sackförmig, der vor der Einmündung des Eierganges gelegene Teil ist jedoch scharf zu einer gestielten Blase abgesetzt. Daß es sich jedoch nicht um eine typische Bursa copulatrix handeln kann, ergibt sich, wie schon früher erwähnt, daraus, daß ihr Epithel drüsig ist und sie, da ein Receptaculum seminis entweder ganz fehlt (*Notoxus*) oder nur als kleine Blase am Stiel der Bursa copulatrix sitzt (*Meloë*), zugleich als solches dient. In beiden Fällen ist aber eine Receptaculardrüse erhalten, die neben der Bursa copulatrix mündet. Das Auftreten von Spermatophoren in der Bursa copulatrix, sowie eines kleinen Receptaculums seminis bei *Meloë* spricht aber entschieden dagegen, daß es sich hier um ein richtiges Receptaculum seminis handle. Diese Bildung scheint vielmehr eine Art Zwischenstellung einzunehmen. Auch bei *Hydroporus* ist der dorsale Abschnitt der Vagina, der beim ersten Anblick

scheinbar allein die Vagina darstellt, am besten als Bursa copulatrix zu bezeichnen, da er eine hier weitestgehende Abgliederung der Vagina darstellt, die zur Aufnahme des Penis bei der Kopulation und als Aufbewahrungsort der Spermatophoren dient.

Bei der Gattung *Scarabaeus* ist nach HEYMONS (1930) zwischen der Bursa copulatrix und dem Ductus receptaculi ein ziemlich weites, durch besondere Muskeln mehrmals in S-förmige Schlingen gelegtes Gangstück eingeschaltet, das von ihm als Canalis copulatrix bezeichnet wird. Es kann jedoch nach der Abbildung, sowie nach den Angaben des Autors, daß dieser Gang mit zur Aufbewahrung der Spermatophoren dient, und auch histologisch vollkommen mit der Bursa copulatrix übereinstimme, kein Zweifel herrschen, daß es sich lediglich um einen vorderen in Schlingen gelegten Abschnitt der Bursa copulatrix handelt, die ihrerseits wieder lediglich den nicht schärfer abgesetzten, vorderen, blinden Abschnitt der Vagina darstellt.

Die röhrenförmige Vagina stellt eine lange, enge, stark muskulöse Röhre vor, deren vorderer, nicht in der Legeröhre ruhender Teil meist stark gekrümmt ist. Direkt in das Vorderende der röhrenförmigen Vagina mündet der Eiergang nur selten. Die Vagina setzt sich von diesem dann immer durch ihr weiteres Lumen deutlich ab. Sonst mündet der Eiergang auf der Ventralseite, die Lage der Mündung wechselt aber ähnlich wie bei der sackförmigen Vagina. Manchmal stellt das blinde Vorderende nur einen kleinen Vorsprung über der Mündung des Eierganges dar. Sobald jedoch der Eiergang weiter hinten mündet, ist das Vorderende der Vagina fast immer in eigentümlicher Weise zu einer Bursa copulatrix umgestaltet. Entweder bleibt die Vagina vor der Eintrittsstelle des Eierganges ein Stück gleichweit oder verengt sich sogar zu einem engen Gang, während sie dann am Vorderende bedeutend anschwillt: Gestielte Bursa copulatrix nach STEIN (1847), wobei die endständige Erweiterung schlauchartig, rundlich, eiförmig usw. sein kann oder die Erweiterung tritt gleich allmählich vor der Einmündungsstelle des Eierganges auf und nimmt dann gewöhnlich etwa keulenförmige Gestalt an: sitzende Bursa copulatrix nach STEIN (1847). Sehr eigenartig ist die Gestalt der Bursa copulatrix bei manchen *Elateridae* (STEIN 1847, HORST 1922). Bei einigen Arten setzt sich die Bursa copulatrix in zwei spiralig gewundene und zugespitzte Hörner fort (*Limonius aeruginosus* PAYK.), die manchmal auch als Receptacula seminis dienen sollen (*Selatosomus aeneus* L.). Oder es setzt sich vor ihrem Vorderende ein weiter Schlauch an, der am Ende kugelig angeschwollen ist (*Athous hirtus* HERBST). Oder die Bursa copulatrix ist eigenartig unsymmetrisch angeschwollen (*Agriotes aterrimus* L.) oder fast pilzhutförmig (*Prosternon holosericeus* OL.). Bei *Clivina collaris* HERBST (STEIN 1847) scheint das Receptaculum seminis zu fehlen und der etwas abgesetzte vordere Teil der Vagina an dessen Stelle getreten zu sein.

Als letzten Teil der weiblichen Geschlechtsorgane bespreche ich das Receptaculum seminis mit der Receptaculardrüse. Seine Mündung liegt sehr häufig in dem Winkel, den der Eiergang mit dem vorderen Teile der Vagina bzw. der Bursa copulatrix einschließt, oder aber, wenn keine Bursa copulatrix entwickelt ist, am Vorderende der Vagina. Ist eine gestielte Bursa copulatrix differenziert, so steht das Receptaculum seminis gewöhnlich mit dem Stiel derselben in Verbindung. Sehr selten mündet das Receptaculum seminis in den Eiergang und dann immer in der Nähe der Mündung desselben in die Vagina (z. B. *Harpalus hirtipes* PANZ., *Silpha obscura* L., STEIN 1847). STEIN (1847) unterscheidet drei Haupttypen im Bau des Receptaculum seminis. Da aber sein dritter Typus lediglich gewisse Spezialfälle der beiden ersten Typen zusammenfaßt, wo ein besonderer Ductus seminalis entwickelt ist, so trenne ich nur zwei Gruppen je nach dem Vorhandensein oder Fehlen einer gesonderten Receptaculardrüse.

Der häufigste Fall ist der, daß zum Receptaculum seminis noch eine Receptaculardrüse tritt. Das Receptaculum seminis ist dabei fast immer in eine Samenkapsel und einen Ductus receptaculi geschieden. Dieser ist meist ein feiner fadenförmiger Gang, der bedeutende Länge erreichen kann. In diesem Falle ist er häufig in der Mitte zusammengeknäuelt oder in zahlreiche, meist dicht aneinanderschließende Spiralwindungen gelegt. Manchmal ist der Ductus receptaculi nur kurz oder er fehlt ganz, während die Samenkapsel wohlentwickelt ist. Diese zeigt sehr große Verschiedenheiten in ihrer Form. Oft ist sie vom Ductus receptaculi nicht scharf abgesetzt, indem dieser sich allmählich zu einer spindelförmigen, keulenförmigen oder zylindrischen Blase erweitert. Am Vorderende befindet sich manchmal ein langer fadenförmiger Anhang, in dem sich ebenfalls Sperma befindet (manche *Staphylinidae*, STEIN 1847). Ausnahmsweise ist diese Erweiterung nur gering und die lange schlauchförmige Samenkapsel ist in Spiralen gelegt (*Cantharis livida* L. STEIN 1847). Bei *Cistela* und *Omophlus* (STEIN 1847) ist der Ductus receptaculi vor seinem Ende auf der einen Seite mit zum Teil verzweigten Blindgefäßen versehen, die zur Aufbewahrung des Sperma dienen. In diesem Falle macht es den Eindruck, als sei die eigentliche Samenkapsel verloren gegangen und die Blindsäcke des Ductus receptaculi dienten als Ersatz. Ganz entsprechend erscheinen mir jene Fälle zu deuten zu sein, wo das Receptaculum seminis einfach schlauchförmig ist, ohne Andeutung einer Scheidung in Samenkapsel und Ductus receptaculi. Diese Verhältnisse machen scheinbar den Eindruck des Ursprünglichen, doch zeigt ein eingehenderes Studium der Abbildungen in STEINS Werk (1847), daß es sich meist um sehr komplizierte Verhältnisse bei hochdifferenzierten Formen handelt. Entweder ist das Receptaculum seminis sehr lang, vielfach aufgeknäuelt, wie häufig der Ductus receptaculi, und proximal von einer dicken Muskelschichte umgeben, in der verborgen sich zahlreiche kleine Seitenäste befinden, während distal die Muskelhülle schwindet und die Seitenäste etwas länger werden (*Helops laevioctostriatus* GOEZE.), oder aber die Mündung der Receptaculardrüse liegt abweichend (*Tenebrio molitor* L.), oder das Receptaculum seminis scheint nur ein Divertikel der Bursa copulatrix darzustellen (bei manchen *Elateridae*). Ganz abweichend ist das Receptaculum seminis bei der Gattung *Hister* gebaut. Es besteht hier aus mehreren eng nebeneinander gelegenen kurzen und weiten Taschen. — Häufig ist jedoch die sehr verschieden gestaltete Samenkapsel scharf vom Ductus receptaculi abgesetzt. Einen besonderen hierher gehörigen Fall stellen die hakenartig gekrümmten Samenkapseln dar. Die Krümmung kann eine verschieden starke sein. Oft beträgt sie kaum einen rechten Winkel, sie kann aber so stark werden, daß die Samenkapsel U-förmige Gestalt annimmt. Zwischen den beiden Schenkeln verläuft immer ein besonderer Muskel, der Kompressionsmuskel, der offenbar für die Entleerung der Samenkapsel von Bedeutung ist. Häufig befindet sich an der Basis einer solchen Samenkapsel noch ein querer zapfenartiger Fortsatz, in den die Receptaculardrüse mündet. Bei coprophagen *Scarabaeidae* konnte WILLIMZIK (1930) eine vollständige Reihe feststellen von der einfachen birnenförmigen Samenkapsel mit allseitiger Muskulatur über die allmählich sich krümmende Samenkapsel, die nur mehr an der konkaven Seite Muskulatur besitzt, bis zu der U-förmigen Samenkapsel, bei der der Kompressionsmuskel, der hier aus zwei parallel liegenden, lateralen Hälften besteht, nur mehr die beiden Enden der Samenkapsel verbindet. Der Ausführungsgang der Receptaculardrüse verläuft in diesem Falle zwischen den beiden Hälften des Kompressionsmuskels durch und mündet an der konkaven Seite des hinteren Schenkels der Samenkapsel ein.

Bei *Blaps mortisaga* L. finden sich zwei verschieden große Samenkapseln, deren Ausführungsgänge sich zu einem gemeinsamen Ductus receptaculi ver-

einigen. Die Receptaculardrüse mündet in den Ausführungsgang der kleineren Samenkapsel. Bei der *Cleridae* liegt neben der Mündung des Receptaculum seminis noch eine mit Sperma erfüllte Aussackung der Vagina. Sehr eigenartig ist das Receptaculum seminis von *Diaperis boleti* L. gebaut. Die Samenkapsel ist kugelig, der Ductus receptaculi ist etwas kraterartig in die Samenkapsel eingestülpt. Gegenüber springt die Wand der Samenkapsel etwa spitz kegelförmig nach innen vor, so daß die Spitze des Kegels fast bis in den Krater des Ductus receptaculi hineinragt. Auf dieser Spitze liegt die Mündung der normal gebauten Receptaculardrüse (Stein 1847).

Beim zweiten Typus des Receptaculum seminis fehlt eine selbständige Receptaculardrüse. Ob das Epithel des Receptaculum seminis die Aufgaben der Receptaculardrüse zu ersetzen vermag, ist noch nicht bekannt. Das Receptaculum seminis ist dann oft nur ein dünner Schlauch von wechselnder Länge, der ganz mit Sperma gefüllt ist (*Carabus*, *Calosoma*, Stein 1847), oder es ist kurz keulenförmig (*Elaphrus*, Stein 1847). Manchmal ist es aufgeknäuelt und kurz verästelt (*Lorocera pilicornis* L., Stein 1847). Bei *Dianous coerulescens* Gyll. ist das Receptaculum seminis ein flacher Blindsack, der am Vorderrand einige kurze Zipfel trägt, während bei *Stenus Juno* Payk. und *Paederus riparius* L. das Receptaculum seminis aus paarigen Schläuchen besteht, die seitlich einmünden und selbst noch gegabelt sein können (Stein 1847). Ob diese paarigen Bildungen tatsächlich Receptacula seminis darstellen, scheint mir noch der Nachprüfung zu bedürfen. In seltenen Fällen ist eine Samenkapsel vom Ductus receptaculi abgesetzt (*Mordella fasciata* F., Stein 1847), wo die Samenkapsel zweihörnig ist. Ich bin der Ansicht, daß es sich hier nicht um ein primäres Fehlen der Receptaculardrüse handelt, sondern um einen sekundären Verlust. Dafür spricht vor allem auch, daß der Bau des Receptaculum seminis in den meisten Fällen keineswegs sehr ursprünglich zu sein scheint. Ich stelle diesen Typus daher auch hinter die Formen, die eine Receptaculardrüse besitzen. Schwieriger ist die Entscheidung bei den ebenfalls hierher gehörigen *Dytiscidae*, wo es den Anschein hat, als wäre es noch nicht zur Differenzierung einer gesonderten Receptaculardrüse gekommen. Da bei dieser Familie aber immer ein Ductus seminalis entwickelt ist, so bespreche ich sie gesondert.

Ein Ductus seminalis findet sich vereinzelt in zahlreichen Familien der *Coleoptera*, regelmäßig tritt er dagegen bei den *Dytiscidae* auf. Er ist also jedenfalls polyphyletisch entstanden und ist keineswegs immer ein vollkommen abgegliederter Gang, sondern stellt in der größeren Zahl der Fälle lediglich eine mehr oder minder scharf abgesetzte Rinne dar. Seine Entstehung läßt sich in sämtlichen Fällen ohne weiteres in der Weise erklären, daß sich das Epithel der Geschlechtsausführgänge zwischen Samenkapsel und Eiergang entweder in der ganzen Länge oder nur in einem Teile zu einer Rinne vertieft, die offenbar die Fortleitung des für die Befruchtung bestimmten Sperma besorgt. Schließlich kann es durch einen vollständigen Abschluß dieser Rinne zur Bildung eines besonderen Ganges kommen. Der extreme Fall der Ausbildung eines rinnenförmigen Ductus seminalis, der aber meines Wissens nirgends verwirklicht ist, wäre der, daß der Ductus seminalis an der Grenze zwischen Samenkapsel und Ductus receptaculi beginnt, diesen in seiner ganzen Länge durchzieht, auf die vordere Partie der Vagina übergreift, in dieser bis zur Mündungsstelle des Eierganges verläuft und schließlich im Eiergang fast bis zur Mündung der beiden Ovidukte reicht. Im einfachsten Falle stellt der Ductus seminalis nur eine kurze Rinne dar, die in die Wand der Vagina zwischen der Mündung des Eierganges und des Ductus receptaculi eingesenkt ist (z. B. *Amara aenea* Deg., *Cantharis livida* L. Stein 1847). Wenn sich der Ductus receptaculi in den Eiergang oder knapp neben dessen Mündung öffnet, so

verläuft die Rinne ein Stück den Eiergang entlang (z. B. *Agonum Mülleri* Herbst, *Harpalus hirtipes* Panz., *Notiophilus aquaticus* L., Stein 1847) oder er beginnt bereits im Ductus receptaculi (*Oodes helopioides* F., Stein 1847). Bei *Onthophagus* ist nach Willimzik (1930) der Endteil des Ductus receptaculi in zwei Gänge gespalten, von denen einer als Ductus seminalis dient. Bei den im Wasser lebenden *Adephaga* mit Ausnahme der *Gyrinidae* beginnt der Ductus seminalis immer an der Grenze zwischen Receptaculum seminis und dem als Begattungstasche bezeichneten vorderen Abschnitt der Vagina bzw. dem Ductus receptaculi, wenn ein solcher ausgebildet ist. Er verläuft im einfachsten Falle als eine durch seitliche Faltenbildungen vom Lumen der Vagina ziemlich gut gesonderte Rinne bis zur Mündungsstelle des Eierganges. Stein (1847) hält diese Bildungen bei den *Dytiscidae* durchwegs für vollkommen abgesetzte Gänge, doch ist in einigen Fällen (*Dytiscus*, *Acilius*, *Colymbetes*) durch Demandt (1912) bereits nachgewiesen worden, daß es sich nur um Rinnen handelt. Ein scharf gesonderter Gang scheint jedoch bei *Cnemidotus impressus* Panz. (Stein 1847) vorhanden zu sein, liegt aber dem Ductus receptaculi und der Vagina noch eng an. In anderen Fällen (*Hydroporini* unter den *Dytiscidae*) ist der Ductus seminalis ganz selbständig geworden und stellt eine ziemlich kurze direkte Verbindung zwischen der Samenkapsel und dem Eiergange bzw. dem ventralen Teile der Vagina her. Bei diesen Formen ist es auch noch zu weiteren Besonderheiten im Bau der weiblichen Geschlechtsausführgänge gekommen. Durch eine Falte, die zwischen den Mündungen des Ductus receptaculi und des Eierganges im Laufe der Entwicklung nach hinten vorwächst, kommt es zu einer Zweiteilung der Vagina in einen dorsalen Abschnitt, der als Bursa copulatrix dient, und einem ventralen Teil, der eine Verlängerung des Eierganges darstellt. Während in den Familien, wo ein Ductus seminalis nur vereinzelt auftritt, der Bau des Receptaculum seminis ein ganz normaler ist und sich immer eine Receptaculardrüse unterscheiden läßt, ist dies bei den *Haliplidae* und *Dytiscidae*, bei denen ein Ductus seminalis regelmäßig ausgebildet ist, nicht der Fall. Die Receptaculardrüse fehlt immer, dagegen ist ein oft sehr mächtiges, dem Ductus seminalis anliegendes oder ihn umhüllendes Drüsenpolster ausgebildet, das die Stelle der Receptaculardrüse vertritt und auch, wie ich später zeigen werde, funktionell die gleiche Aufgabe hat. Bei *Hydroporus ferrugineus* Steph. gelang es mir, noch eine in den Ductus receptaculi mündende Drüse nachzuweisen, die aber jedenfalls eine Neubildung darstellt. Stein (1847) zeichnet eine ähnliche Bildung bei *Coelambus impressopunctatus* Schall., deutet sie jedoch als erste Samenkapsel, die durch einen Querkanal mit der zweiten Samenkapsel in Verbindung steht. Er zeichnet auch in der ersten Samenkapsel Spermatozoen. In der von mir beschriebenen Drüse waren Spermatozoen nie zu finden.

Die Samenkapsel, vor allem aber der Ductus receptaculi und der Ductus seminalis sind meist von einer sehr dicken Chitinintima ausgekleidet, wodurch eine sehr konstante Form dieser Teile erzielt wird. Das Lumen in den meist ohnehin schon feinen Gängen wird dadurch allerdings äußerst eng. In der Samenkapsel ist das Chitin manchmal etwas weicher und in ringförmige Falten gelegt, in anderen Fällen aber vollkommen verhärtet und dunkel rostrot gefärbt. Das Chitin ist meist vollkommen glatt, nur in seltenen Fällen finden sich kleine Zähnchen (z. B. *Hister sinuatus* Illig., *Athous hirtus* Herbst., Stein 1847). Das Epithel der Samenkapsel besteht aus radiär gestellten, etwa zylindrischen Zellen. Darüber findet sich in der Regel noch eine Hülle, die sich in den meisten Fällen aus Muskelfasern bestehend erweist. In anderen Fällen ist sie aber nach Stein (1847) rein drüsiger Natur. Vermutlich hat das Epithel der Samenkapsel immer eine gewisse Drüsenfunktion. Wenn die Samenkapsel hakenförmig ist, fehlt eine besondere Muskelhülle und es ist nur der Kompressionsmuskel erhalten, der sich zwischen

den beiden Schenkeln der Samenkapsel ausspannt. An der Krümmungsstelle ist außerdem die Chitinintima meist etwas dünner und daher elastischer. Der Ductus receptaculi ist bald von einer Muskelhülle umgeben, bald nicht. Sie scheint immer zu fehlen, wenn die Samenkapsel hakenförmige Gestalt hat. Ausnahmsweise münden in den Ductus receptaculi auch Drüsen ein (*Scarabaeus*, HEYMONS 1930). Der Ductus seminalis besitzt nie eine Muskelhülle. An der Mündung des Ductus receptaculi in die Vagina ist manchmal das Chitin desselben ein Stück zu einem besonders dicken und starken Rohr ausgebildet, das von STEIN (1847) als Trichter, von VERHOEFF (1895 a, b) als Infundibulum bezeichnet wird (z. B. viele *Coccinellidae*). Zwischen dem Ende dieses Rohres und der Wand der Vagina ist häufig ein Muskel ausgespannt, der das Rohr etwas in das Lumen der Vagina vorzustülpen vermag. Bei *Hyphydrus ovatus* L. tritt dazu noch ein besonderer Muskel, der den ganzen Ductus receptaculi entlang verläuft (STEIN 1847) und offenbar für seinen Verschluß von Bedeutung ist.

Die Mündung der Receptaculardrüse in das Receptaculum seminis liegt in der weitaus größeren Zahl der Fälle etwa an der Grenze zwischen Samenkapsel und Ductus receptaculi. Ist ein solcher nicht entwickelt, so mündet die Receptaculardrüse knapp neben der Samenkapsel (z. B. *Amara aenea* DEG., STEIN 1847). Gelegentlich mündet die Receptaculardrüse auch in die Mitte der Samenkapsel (z. B. *Athous hirtus* HERBST., *Spondylis buprestoides* L., *Brachyderes incanus* L., STEIN 1847) oder an ihrer Spitze (z. B. *Omophron limbatum* F., *Anthrenus verbasci* L., STEIN 1847) oder in den Ductus receptaculi (z. B. *Anobium pertinax* L., STEIN 1847). Schließlich kann auch in einigen wenigen Fällen der Zusammenhang zwischen Receptaculum seminis und Receptaculardrüse vollkommen verloren gehen und diese mündet dann ganz gesondert in die Vagina bzw. in die Bursa copulatrix (*Tenebrio molitor* L., *Meloë proscarabaeus* L., STEIN 1847). Meist ist die Receptaculardrüse scharf abgesetzt vom Receptaculum seminis. Bei *Dyschirius globosus* HERBST. ist dies nach STEIN (1847) aber nicht der Fall und es finden sich in ihrem Anfangsteil noch Spermatozoen.

An der Receptaculardrüse läßt sich meist ein eigentlicher, in der Regel kugeliger oder schlauchförmiger, manchmal auch zweihörniger, secernierender Drüsenfollikel von einem von gewöhnlichen Epithelzellen ausgekleideten, engen und mehr minder langen Ausführungsgang scharf scheiden. Manchmal fehlt der Ausführungsgang allerdings vollkommen (z. B. *Apion pomonae* F., *Myelophilus piniperda* L., STEIN 1847) oder er ist nicht deutlich abgesetzt (z. B. *Exochomus quadripustulatus* L., *Hister sinuatus* ILLIG., STEIN 1847). Die gesamte Receptaculardrüse ist ausgekleidet von einer dünnen geschmeidigen Chitinintima, die im Ausführungsgang manchmal ziemlich dick werden kann. Eine Muskelhülle findet sich nur am Ausführungsgang. Dieser ist entweder in seiner ganzen Ausdehnung von längsverlaufenden Muskelfasern umhüllt oder sie bilden nur einen Ring, der von STEIN (1847) als Bulbus bezeichnet wird, an der Austrittsstelle des Ausführungsganges aus dem Drüsenfollikel, wobei dann jener an dieser Stelle meist etwas verdickt ist, während der übrige Teil des Ausführungsganges ohne Muskelhülle bleibt. Im Inneren des Bulbus pflegt das Lumen des Ausführungsganges etwas erweitert zu sein.

Bei viviparen Formen (*Chrysomela varians* SCHALL., *hyperici* FORST.) kann das Receptaculum seminis samt der Receptaculardrüse völlig fehlen. Die Befruchtung findet dann im Ovar statt.

Drüsenbildungen an den Geschlechtsausführwegen der *Coleoptera* treten mit Ausnahme der fast regelmäßig vorhandenen Receptaculardrüse nur recht selten auf. Die Eileiterdrüsen habe ich bereits besprochen. Die übrigen drüsigen Bildungen kann man in drei Gruppen einteilen, je nach der Mündung in der Inter-

segmentalfalte zwischen 8. und 9. Sternit, an der Spitze der Legeröhre im Bereiche der Vaginamündung oder in der Vagina selbst.

Die erste Gruppe bilden die sogenannten Intersegmentaltaschen (Buchner 1928, Stammer 1929), von Stein (1847) als accessorische Scheidendrüsen bezeichnet, paarige drüsige Säcke, die sich bei eingezogener Legeröhre an der Umschlagstelle der langen Intersegmentalhaut zwischen 8. und 9. Sternit einsenken. Buchner (1928) und Stammer (1929) kennen sie bei *Lagriidae*, *Anobiidae*, *Cerambycidae* und den *Cleonini* und *Lixini* unter den *Curculionidae* und haben ihre Bedeutung als symbiontische Organe festgestellt. Ein ähnlich gelegenes Drüsenpaar, dessen Funktion aber noch nicht geklärt ist, findet sich nach Stein (1847) auch bei *Diaperis boleti* L. und bei *Agriotes aterrimus* L.

Die zweite Gruppe bilden paarige, meist drüsige Einstülpungen im Bereiche der Vaginamündung, bald dorsal, bald ventral derselben. Bei den *Lymexylonidae*, *Anobiidae* und *Lagriidae* sind sie von Buchner (1928) und Stammer (1929) bereits als symbiotische Organe erkannt und als Legeapparattaschen bezeichnet worden. Ähnlich gelegene Drüsenbildungen, deren Funktion noch größtenteils unbekannt ist, finden sich auch sonst gelegentlich bei den *Coleoptera*, leider ist aber die Lage der Mündung meist nur sehr ungenau angegeben. Bei den *Coccinellidae* mündet jederseits zwischen dem 9. Sternit und 9. Tergit eine blasige Einstülpung aus (Stein 1847: accessorische Drüsen, Verhoeff 1895a: Seitenblasen, Dobzhansky 1924: Kittdrüsen). Bei den *Melolonthini* unter den *Lamellicornia* findet sich ebenfalls eine solche paarige Anhangsdrüse (Stein 1847), Rittershaus (1927) stellte bei *Anomala aenea* Deg. und *Phyllopertha horticola* L. fest, daß jede Drüse aus einer Borstentasche und einem Drüsensäckchen besteht, die offenbar bei der Begattung eine Rolle spielen. Durch zwei seitliche Ausstülpungen steht die Vagina mit ihnen in Verbindung. Eine ähnliche paarige Drüse mündet neben der Vagina oder in deren Mündungspartie bei *Eledona agricola* Herbst., sowie bei zahlreichen *Curculionidae* und *Ipidae* (Stein 1847). Nach Verhoeff (1896 a) münden diese beiden accessorischen Drüsen bei *Dendroctonus* jederseits der Eiergangmündung in die Vagina und wären somit in der dritten Gruppe einzureihen.

In die dritte Gruppe gehören die Drüsen, die in die Vagina selbst bzw. in die Bursa copulatrix münden. Hierher sind einige *Elateridae* (*Agriotes obscurus* L. und *Athous haemorrhoidalis* F.) zu stellen, bei denen nach Horst (1922) zwei mächtige Drüsenschläuche jederseits der Bursa copulatrix liegen und sich knapp vor der Mündung des Eierganges in diese öffnen. Bei den *Cassidini* unter den *Chrysomelidae* mündet in die Vagina nahe ihrer Mündung jederseits eine Drüse, die aus drei bis vier Endästen besteht (Stein 1847, Spett u. Levitt 1925: Kittdrüsen). Bei *Aphodius* findet sich jederseits in ähnlicher Lage eine Aussackung, an deren Innenseite ein Drüsenpolster liegt. Sie dienen nach Stein (1847) zur Aufnahme eines Teiles des männlichen Kopulationsapparates. Bei *Ilybius fenestratus* F. findet sich nach Stein (1847) in der Dorsalwand der Vagina gegenüber der Mündung des Eierganges eine Drüse, die einer Receptaculardrüse im Bau sehr ähnlich sieht. Blunck (1913), der *Colymbetes fuscus* L. und *Agabus undulatus* Schrank. untersuchte, fand diese Drüse nicht. Bei *Cantharis* mündet eine große unpaare Drüse in das Hinterende der Scheide (Stein 1847).

Das Abdomen der *Coleoptera* besteht aus 10 Segmenten. Reste eines 11. sind nie nachzuweisen gewesen. Den äußeren Abschluß des Abdomens bildet im allgemeinen ventral das 7. Sternit, dorsal das 7. oder 8. Tergit (Pseudopygidium bzw. Pygidium, Verhoeff 1896a), doch sind gelegentlich auch die folgenden Segmente, 8. Sternit, 9. und 10. Tergit (bei den *Staphylinidae*) äußerlich zu sehen. Sonst sind die auf das 8. bzw. 7. Tergit und 7. Sternit folgenden Segmenthälften, wenn entwickelt, im Inneren des Abdomens verborgen. Das 10. Sternit fehlt immer, das

10. Tergit ist meist klein, manchmal in zwei Hälften geteilt. Das 9. Tergit ist fast immer median geteilt, einheitlich aber oft tief ausgerandet nur bei manchen *Staphylinidae* (Ganglbauer 1895), die beiden Hälften rücken meist auseinander und erhalten so eine etwas seitliche, oft sogar stark ventrale Lage. Das 9. Sternit ist, wenn es als richtiges Sternit ausgebildet, d. h. kräftiger als die umgebenden Teile chitinisiert ist, immer zweigeteilt und jede Hälfte trägt mit wenigen Ausnahmen an der Spitze oder etwas seitlich davon einen tasterartigen, häufig beweglich eingelenkten, gelegentlich zweigliedrigen Anhang (z. B. *Lagria*, *Omophlus*, Wandollek 1906), der als Stylus bezeichnet wird und mit den gleichnamigen Gebilden niederer Insekten (*Orthoptera*, *Blattaeformia* usw.) homolog sein soll. Bei den *Cicindelidae* und *Carabidae* sowie ausnahmsweise auch sonst sind die Syli zu kräftigen Grabklauen umgeformt. Bei den *Dytiscidae* und auch sonst manchmal fehlen die Styli. Zwischen den beiden Hälften des 9. Sternites mündet die Vagina. Das 9. und 10. Segment sind bei höheren Formen (z. B. *Ipidae*, Verhoeff 1896 a) gelegentlich vollkommen reduziert und auch das 8. Sternit kann rudimentär sein. Bei *Hydroporus ferrugineus* Steph. fehlt im Gegensatz zu anderen *Dytiscidae* das gesamte 9. Tergit und das 9. Sternit ist sehr reduziert und stellt nur eine unpaare, nicht stärker chitinisierte Falte dar. Bei einigen *Coccinellidae* und *Endomychidae* sind nach Verhoeff (1895 a, b) die Hälften des 9. Sternites reduziert, dafür tritt hinter dem 8. Sternit eine Integumentduplikatur auf, die zu einer unpaaren halbkreisförmigen Chitinplatte verhärtet, die Verhoeff als sekundäres 9. Sternit bezeichnet. Auch das 8. Sternit ist des öfteren zweigeteilt oder doch in der Mitte tief gespalten (z. B. *Dytiscidae*).

Gonapophysen fehlen immer. Verhoeff (1894 a) gibt an, daß bei *Malthinus* Reste von solchen vorkämen, doch handelt es sich dabei sicher um sekundäre Chitinbildungen im Bereiche der Geschlechtsöffnung, falls sie nicht wie die Vulvarsklerite bei den *Dytiscidae* als Primitivzapfenreste zu deuten sind.

Für den in dieser Ordnung stets fehlenden Legesäbel entwickelt sich in zahlreichen Familien offensichtlich polyphyletisch ein Ersatz desselben, die Legeröhre, die jedoch lediglich aus den Tergiten und Sterniten des Abdomenendes aufgebaut ist, und zwar sind an der Bildung das 9. und 10. Tergit sowie das 9. Sternit beteiligt. An der vorgestülpten Legeröhre lassen sich zwei Partien unterscheiden. Erstens die Vorderröhre, die nichts weiter darstellt als die sehr stark verlängerte Intersegmentalfalte zwischen 8. und 9. Segment; in ihr finden sich keinerlei größere Chitingebilde. An die Vorderröhre schließt sich die Hinterröhre, die im wesentlichen das 9. Segment darstellt. Auch dieses ist sehr stark in die Länge gezogen, so daß Tergit und Sternit nicht über-, sondern hintereinander zu liegen kommen. Die beiden Hälften des 9. Sternites stellen die Spitze derLegeröhre dar. An ihrem Vorderrande können zwei lange Stäbe nach vorn ragen, die Verhoeff (1893 ff.) als Ventralspangen bezeichnet. Das vollkommen in zwei Hälften geteilte 9. Tergit liegt vor dem 9. Sternit. Die beiden Hälften rücken stark lateral, so daß sie jetzt seitlich und zum Teil sogar ventral liegen. Ursprünglich sind die beiden Hälften etwa halbröhrenförmig, bei anderen Formen bleibt aber lediglich der ventral gelegene Seitenrand stärker chitinisiert und stellt zwei dünne Chitinspangen vor, die Verhoeff als Radii ventrales bezeichnet. Am Vorderrande derselben entspringt häufig jederseits eine dorsalgekrümmte Chitinspange, die etwa dem Vorderrande des 9. Tergites entspricht und somit den dorsalen Ursprung der Radii ventrales noch bekundet. Der Anus liegt häufig nicht am Ende der Legeröhre, sondern dorsal knapp hinter der Übergangsstelle der Vorder- in die Hinterröhre und wird von dem meist sehr kleinen 10. Tergit bedeckt. In anderen Fällen ist aber das 10. Tergit stärker entwickelt und entsendet nach vorn zwei Chitinspangen, die von Verhoeff als Radii dorsales bezeichnet werden. Wandollek

(1906), der diese Verhältnisse ebenfalls eingehend studierte, kommt zu den gleichen Ergebnissen. Er bezeichnet sämtliche Chitinspangen als Versteifungsstäbe. Teile dieser Chitinstäbe können auch endoskelettalen Ursprungs sein und reichen dann oft weit in das Abdomen hinein. Es ist natürlich, daß je nach der Familie die einzelnen Teile weitgehende Verschiedenheiten zeigen, indem entweder die Segmenthälften sehr verschiedene Form aufweisen oder nicht sämtliche Chitinspangen ausgebildet sind. Vor allem jene Formen, bei denen die Legeröhre noch nicht voll entwickelt ist, weisen sämtliche Übergänge vom normalen Bau des Abdomens bis zur höchst differenzierten Legeröhre auf. Wenn eine Legeröhre ausgebildet ist, findet sich am Vorderrande des 8. Sternites häufig ein endoskelettaler nach vorn ragender Stab, der als Ansatz für die Retraktoren der Legeröhre dient. Diese Bildung wird von VERHOEFF (1893ff.) Spiculum ventrale genannt. Bei einzelnen Formen (z. B. *Cerambycidae*, BERLESE 1909) kann außerdem auch das 8. Segment etwas vorgestülpt werden, doch sind die Chitinteile nicht wesentlich modifiziert.

STEIN (1847), der älteste Untersucher der Legeröhre der *Coleoptera*, kommt, da er das Abdomen noch aus 9 Segmenten aufgebaut glaubt, zu ganz anderen Ergebnissen. Die beiden lateral gelegenen Hälften des 9. Tergites (Seitenstücke) hält er für die Hälften eines 8. Sternites. Dadurch findet er nur 9 Tergite und, da er das erste immer höchstens in geringen Resten erhaltene 1. Sternit nicht erkennt und das zweite als erstes zählt, dafür aber irrtümlich zwischen dem wahren 8. und 9. Sternit eines einschiebt, nämlich das wahre 9. Tergit, auch 9 Sternite. 1. bis 8. Tergit und 9. Sternit nach STEINS Zählung sind also richtig, dagegen sind 1. bis 7. Sternit richtig 2.—8., das 8. Sternit ist das 9. Tergit und das 9. Tergit in Wahrheit das 10. (Analplatte). Als weitere Erklärung der STEINschen Ausdrücke diene, daß er das 9. Segment (Hinterröhre) als Scheidenmastdarmrohr, die dasselbe in retrahiertem Zustande umhüllende Intersegmentalhaut zwischen 8. und 9. Sternit (Vorderröhre) als Kloake und das Spiculum ventrale als Kloakstiel bezeichnet.

Auch FRANZ (1929), dessen Segmentzählung sonst richtig ist, hält wie STEIN (1847) die beiden Hälften des 9. Tergites, offenbar durch ihre stark seitliche bzw. sogar etwas ventrale Lage verleitet, für das 9. Sternit. Er findet daher nur 9 Tergite und stellt die Vermutung auf, daß die Hälften des wahren 9. Sternites vielleicht einem 10. Sternit angehören könnten. Danach würde die weibliche Geschlechtsöffnung erst hinter dem 10. Segment gelegen sein. Diese völlig falsche Ansicht widerlegen vor allem auch die allerdings nicht sehr zahlreichen Fälle, wo das 9. Tergit nicht vollkommen gespalten ist, sondern ganz einheitlich oder doch nur median ausgerandet ist und daher noch deutlich seine Natur als Tergit bekundet (manche *Staphylinidae*, GANGLBAUER 1895).

Die jüngste zusammenfassende Arbeit über das Abdomen der *Coleoptera* stammt von TANNER (1927). Wie seine Abbildungen zeigen, untersuchte er die Abdomina in künstlich vorgepreßtem Zustande. Dabei ist es ihm leider nicht immer gelungen, die wirklich homologen Stücke bei verschiedenen Arten festzustellen. Sein gröbster Fehler ist wohl der, daß er die Intersegmentalhaut zwischen dem 8. und 9. Segment als das 9. Segment auffaßt. In den gleichen Fehler verfällt auch BERLESE (1909) gelegentlich, z. B. in der Abbildung der Legeröhre von *Cerambyx cerdo* L. TANNER stellt daher auch fest, daß das 9. Segment immer häutig sei, gibt dann allerdings zu, daß einzelne der noch folgenden Chitinstücke zum 9. Segment gehören könnten. Aber in den Abbildungen wird immer die Intersegmentalfalte (z. B. auch die Vorderröhre der Legeröhre) als 9. Segment bezeichnet. Nur in zwei Fällen findet er doch Chitinplatten im 9. Segment. Bei *Eucinetus* handelt es sich dabei tatsächlich um das 9. Tergit, das er sonst immer

„Paraproct" nennt. Die Verhältnisse bei *Prionus californicus* Motsch. vermag ich augenblicklich nicht zu deuten, sie scheinen ganz andere zu sein als bei *Prionus coriaceus* L., den Wandollek (1906) untersuchte und abbildete. Von den auf das sogenannte 9. Segment folgenden Chitinstücken entspricht der „Proctifer" dem 10. Tergit, die „Coxites" und die Styli sind die Hälften des 9. Sternites mit den ansitzenden Styli. In jenen Fällen, wo die „Coxites" zweigliedrig sein sollen, gehört das zweite Glied nicht zum 9. Sternit, sondern stellt das Basalglied der Styli dar, was aus den Abbildungen ohne weiteres zu erkennen ist. Viel schwieriger ist es, sich über die Stücke, die Tanner „Paraproct" und „Valvifer" nennt, klar zu werden. In jenen Fällen, wo die „Paraprocts" als wohlentwickelte Platten an der Seite des Abdomens liegen, entsprechen sie offensichtlich den beiden Hälften des 9. Tergites, was auch Tanner vermutet. Typische „Valvifers" sind dann nie entwickelt. Rücken jedoch die Hälften des 9. Tergites noch mehr auf die Ventralseite, so daß sie scheinbar vor die Hälften des 9. Sternites zu liegen kommen, so werden sie als „Valvifers" gedeutet (z. B. auch die Radii ventrales). Wohlentwickelte „Paraprocts" fehlen dann natürlich immer, hingegen werden oft undeutlich abgegliederte seitliche Teile des 10. Tergites oder auch die Radii dorsales so bezeichnet. In manchen Fällen (z. B. *Silphidae*, vgl. auch Verhoeff, 1917, sowie Heymons u. Lengerken, 1926) scheinen sowohl „Paraprocts" als auch „Valvifers" wohlentwickelt zu sein. Letztere sind jedoch in diesem Falle lediglich die beiden Hälften des 9. Sternites, während die gesamten „Coxites" die Basalglieder der Styli darstellen. Es ist somit klar, daß Tanner (1927) die Hälften des 9. Tergites je nach ihrer mehr dorsolateralen oder ventralen Lage bald als „Proctifers" bald als „Valvifers" angesprochen hat. „Valvifers", „Coxites" und Styli sollen nach Tanner (1927) nur die Extremitäten des 9. Segmentes darstellen. Kleine Chitinplättchen vor oder hinter der Vaginalöffnung gelegen, bezeichnet Tanner als Reste des 10. Sternites.

Ähnliche Bildungen hat auch Wandollek (1906), vor ihm bereits Verhoeff (1893 b, 1894 a) und Kolbe (1893), bei verschiedenen Formen (*Cerambycidae*, *Elateridae* usw.) beobachtet und als Gleitplatte bezeichnet. Mit Wandollek halte ich diese Stücke nicht für Reste eines Sternites, sondern für accessorische Chitinplättchen.

Scheinbar etwas abweichend ist die Legeröhre von *Dytiscus* und verwandten Arten gebaut. Es wird dies vor allem durch das eigenartige Aussehen hervorgerufen, das der Apparat im vorgestülpten Zustande macht. Während bei den anderen *Coleoptera* die Legeröhre in ihrer Gesamtheit vorgestoßen wird, ohne daß die gegenseitige Lage der Teile sich ändert, ist dies bei *Dytiscus* nicht der Fall. In der Ruhe liegen die beiden spangenförmigen Hälften des 9. Tergites (Seitenspangen Demandt 1912, Arme Böving 1913) schräg nach vorn und unten gerichtet. An ihren ventralen Enden artikulieren die beiden Hälften des 9. Sternites (Genitalvalven, Böving 1913), die jedoch nicht flach ausgebreitet sind, sondern sich kahnartig aneinanderlegen und mit ihren Außenrändern dorsal verwachsen, so daß dadurch ein einheitliches säbelförmiges Stück entsteht. Bei dem Vorstoßen dient die dorsale Verbindung des 9. Tergites mit dem 8. Tergit als Angelpunkt, um den sich die beiden Hälften des 9. Tergites drehen, bis sie eine schräg nach hinten gerichtete Lage einnehmen, wobei sie die gelenkig mit ihnen verbundene eigentliche Legeröhre mit nach außen stoßen. Das größtenteils über dem 7. Sternit verborgene 8. Sternit ist ebenfalls zweiteilig. Die beiden Hälften desselben (Genitalklappen Demandt 1912, Kloakalvalven Böving 1913), die das Abdomen in der Ruhe nach hinten abschließen, weichen dabei seitlich aus. Zu beiden Seiten der auf der Ventralseite des Legesäbels gelegenen Geschlechtsöffnung finden sich zwei kleine Chitinplatten, die Vulvarsklerite, die als Styli zu deuten versucht

wurden (DEMANDT 1912). Diese Vulvarsklerite, die von BÖVING (1913) für sämtliche *Dytiscidae* nachgewiesen wurden, haben sich durch meine ontogenetischen Untersuchungen (siehe vorn) als chitinisierte Rudimente von Primitivzapfen herausgestellt. Ob die beiden Analplättchen, die zwischen den dorsalen Enden der beiden Hälften des 9. Tergites liegen, Reste des 10. Tergites darstellen, läßt sich nicht entscheiden. Sie sind jedenfalls, soweit ich an Präparaten sehen konnte, kaum von den Hälften des 9. Tergites abgesetzt und aus diesem Grunde, sowie auch, weil sich bei niederen *Dytiscidae* nirgends Reste eines 10. Tergites nachweisen ließen (BÖVING 1913), glaube ich eher, daß es sich lediglich um die verbreiterten Enden der beiden Hälften des 9. Tergites handelt. An den primitiveren Formen unter den *Dytiscidae* kann man sehr schön die allmähliche Entwicklung dieses komplizierten Legeapparates verfolgen (vgl. BÖVING 1913). Jedenfalls ist es vollkommen unrichtig, den Legeapparat der *Dytiscidae* in einen ausgesprochenen Gegensatz zur Legeröhre anderer *Coleoptera* zu bringen und ihn außerdem noch in Beziehung zu setzen mit dem Legesäbel der *Orthoptera*, *Hymenoptera* usw., wie dies BERLESE (1909) getan hat. Mit Gonapophysen hat der Legeapparat von *Dytiscus* und Verwandten ganz und gar nichts zu tun.

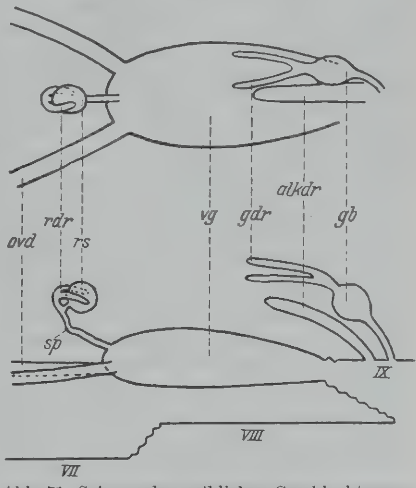


Abb. 71. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Hymenoptera*. *VII*, *VIII*, *IX* 7., 8., 9. Sternit, *alkdr* alkalische Drüse, *dr* Ductus receptaculi, *gb* Giftblase, *gdr* Giftdrüse, *ovd* Ovidukte, *rdr* Receptaculardrüse, *rs* Receptaculum seminis, *sp* Spermapumpe, *vg* Vagina.

2. *Strepsiptera.*

Auf den offenbar durch die parasitische Lebensweise der *Strepsiptera* weitgehend abgeänderten Bau der weiblichen Geschlechtsorgane gehe ich hier nicht ein, zumal mir sein Bau noch nicht genügend geklärt zu sein scheint, um ihn in irgendwelche Beziehung mit den Verhältnissen bei anderen Insekten bringen zu können.

H. Hymenoptera (Abb. 71).

Die weibliche Geschlechtsöffnung der *Hymenoptera* liegt hinter dem 8. Sternit und führt in eine bald weite und birnförmige, bald lange und flach gedrückte Vagina, vielfach auch als Uterus, unpaarer Ovidukt oder Gonodukt bezeichnet. In ihr Vorderende münden die beiden Ovidukte. Manchmal kann auch ein kurzer unpaarer Eiergang eingeschaltet sein (manche *Ichneumonidae*, PAMPEL 1913), dessen Herkunft vom Ektoderm oder Mesoderm noch nicht festgestellt ist. Wenn die Vagina eine langgestreckte bandartige Gestalt hat, zeigt sie gewöhnlich eine in der Medianebene gelegene S-förmige Krümmung und das Receptaculum seminis mündet in die Dorsalwand des vorderen Abschnittes, während im anderen Falle die Eintrittsstelle des Ductus receptaculi am Vorderende der Vagina gelegen ist. Bei den *Cynipidae* ist nach FRÜHAUF (1924) der vordere Abschnitt der Vagina durch seine starke Muskulatur auffällig und wird von ihm Uterus genannt. Die ziemlich weite Vagina von *Apis mellifica* L. ist hinten zu einer mächtigen Blase angeschwollen, die als Bursa copulatrix bezeichnet wird. Bei anderen *Hymenoptera* findet sich in der Dorsalwand der Vagina, dort, wo das Recepta-

culum seminis einmündet oder dahinter, eine mehr minder tiefe, taschenartige Aussackung, die ebenfalls als Bursa copulatrix bezeichnet wird. Gegenüber der Mündung des Ductus recepaculi liegt manchmal eine Art Klappe, die nach Bresslau (1906) zum zeitweisen Verschluß der Mündung des Ductus receptaculi, nach Adam (1912) aber zum Festhalten der Eier während der Befruchtung dient.

Am Receptaculum seminis kann man, wie bei den *Coleoptera*, drei Abschnitte unterscheiden: Die Samenkapsel, den Ductus receptaculi und die Receptaculardrüse. Im Gegensatz zu den *Coleoptera* stellt jedoch nicht die Samenkapsel die direkte Fortsetzung des stets mit kräftiger Chitinintima versehenen, gelegentlich aufgeknäuelten Ductus receptaculi dar, sondern vielmehr die Receptaculardrüse, während die meist kleine, rundliche, kräftige chitinisierte Samenkapsel an einem ganz kurzen, rechtwinkelig abzweigenden Stiel sitzt. Eine Muskelhülle fehlt der Samenkapsel häufig, z. B. auch bei *Apis mellifica* L. (Leydig 1859, Adam 1912), bei anderen Formen ist aber ein sphinkterartiger Ringmuskel vorhanden (Adam 1912). Die Receptaculardrüse ist entweder unpaar (*Bombus lapidarius* L., Leydig 1859) oder gegabelt (*Vespa crabro* L., Leydig 1859), bei *Apis mellifica* L. und zahlreichen anderen *Hymenoptera* aber paarig, doch scheint die Paarigkeit, wie die oben erwähnten Beispiele zeigen, eine sekundäre Erscheinung zu sein. Die beiden meist schlauchförmigen Receptaculardrüsen liegen der Samenkapsel dicht an und münden entweder getrennt in den etwas über die Eintrittsstelle des Stieles der Samenkapsel hinaus verlängerten Ductus receptaculi, oder es ist ein gemeinsames Reservoir vorgeschaltet (*Cimbex*, Imms 1925). Bresslau (1906) hat als erster einen besonderen Verschlußapparat am Ductus receptaculi von *Apis mellifica* L. beschrieben und Adam (1912) stellte einen solchen auch bei anderen *Apidae*, *Vespidae* und *Formicidae* fest. Beide Untersucher deuten diesen Apparat als eine Saugpumpe zur Beförderung des Sperma und geben ihm den Namen Spermapumpe. Auf meine Ansicht über der Funktion dieses Apparates werde ich später eingehen, hier bespreche ich nur seinen Bau. Im einfachsten Falle ist der Ductus receptaculi knapp hinter der Einmündung des Samenkapselstieles, ohne daß sein Lumen verengt ist, von einem Ringmuskel umgeben, der als Kompressor bezeichnet wird (zahlreiche *Formicidae*). Im Laufe der Weiterentwicklung krümmt sich der Ductus receptaculi in diesem Bereiche immer stärker S-förmig, und sein von kräftigem Chitin ausgekleidetes Lumen wird hier sehr eng. Der Kompressor ist zuerst noch typisch ringförmig, später aber erhält er auf verschiedene Weise jederseits einen Ansatzpunkt und stellt nun eine Muskelkappe über der konvexen Seite des Ductus receptaculi dar, wobei jede Faser senkrecht auf dem im Bogen gekrümmten Ductus receptaculi steht, während auf der konkaven Seite desselben der Kompressor unterbrochen ist. Durch die Kontraktion des Kompressors wird das Lumen des Ductus receptaculi flach gedrückt, bzw. bei anderen Arten wird die konvexe Wand in Form eines Falzes in das Lumen hineingedrückt und dieses hierdurch verschlossen. Mehrere Längsmuskeln, die zwischen den Endpunkten der S-förmigen Krümmung verlaufen, verstärken durch ihre Kontraktion die Krümmung und helfen dadurch mit am Verschlusse des Ductus receptaculi.

Bei den *Vespidae* ist das Receptaculum seminis der Arbeiterinnen dem der Königin sehr ähnlich, aber immer leer, bei *Apis mellifica* L. ist es rudimentär, bei den *Formicidae* kommen bei ein und derselben Art Individuen mit relativ gut entwickeltem Receptaculum seminis neben solchen vor, denen es vollständig fehlt (Deegener 1928).

Bei entomophagen *Hymenoptera* mündet in die lange Vagina ein zylindrisches Receptaculum seminis und eine acinöse Drüse.

Abgesehen von der Receptaculardrüse können an drei Stellen des Geschlechtsapparates noch Drüsen auftreten. Bei *Biorhiza aptera* Bosc. und *Rhodites rosae* L., beides *Cynipidae*, finden sich nach Frühauf (1924) an der Stelle, wo die Ovidukte in die Vagina münden, zwei Drüsenschläuche, die von ihm als Eileiterdrüsen bezeichnet werden. Ferner münden gelegentlich zwei kurzgestielte, bohnenförmige Drüsensäckchen in die Seiten der Vagina knapp vor der Stachelbasis (*Biorhiza aptera* Bosc.: Frühauf 1924, manche *Ichneumonidae*, Pampel 1913). Sie werden vielfach als Schmierdrüsen bezeichnet und schwanken in ihrer Ausbildung auch bei nahe verwandten Arten.

Der am häufigsten auftretende Drüsenkomplex ist der sogenannte Giftapparat. Er besteht bei der Honigbiene, wo er am genauesten untersucht ist, aus vier Abschnitten, der sauren Drüse, der alkalischen Drüse, der Giftampulle und dem Ausführungsgang. Dieser ist ziemlich kurz und mündet auf der Ventralseite der Stachelrinne in der Nähe ihrer Basis. An seinem anderen Ende erweitert er sich zu einem Reservoir, Giftampulle oder Giftblase genannt. Die saure Drüse ist ein langer, fadenförmiger, am Ende gespaltener Schlauch, der an der Spitze der Ampulle mündet. Knapp vor der Mündung des Ausführungsganges der Giftblase öffnet sich die alkalische Drüse, die einen meist einfachen Drüsenschlauch darstellt. Von zahlreichen Autoren wird sie als Kitt-, Schmier- oder Nebendrüse bezeichnet. Der gesamte Giftapparat ist ektodermal, da in sämtlichen Teilen eine Chitinintima nachgewiesen wurde. Die Giftblase besitzt eine Muskelhülle, die manchmal sehr kräftig ist. Die enge Zugehörigkeit der alkalischen Drüse zum Giftapparat beweist die Ontogenie, da sie aus paarigen Anlagen an der Giftblase entsteht (Dewitz 1877). Bei entomophagen und phytophagen *Hymenoptera* fehlt die alkalische Drüse häufig, während der übrige Giftapparat wohlentwickelt ist. Der Bau der sauren Drüse weicht oft von der der Honigbiene ab. Bei den *Ichneumonidae* besteht sie aus einer Anzahl, meist 8—10 Drüsenschläuchen, die mit gemeinsamem Stamm in die Giftblase münden (Pampel 1913). Bei den *Formicidae* konnte Forel (1878) zwei Typen des Giftapparates unterscheiden. 1. Die Giftblase mit Polster. Die sehr lange, manchmal verzweigte saure Drüse ist dicht aufgeknäuelt und bildet auf der Dorsalseite der großen elliptischen Giftblase ein eng anliegendes Polster, aus dem die beiden Enden der Drüse noch herausragen. Giftblase samt Polster sind von einer Ringmuskulatur umgeben. 2. Die Giftblase mit Knopf. Am Vorderende der kleinen kugeligen Giftblase münden zwei Drüsenschläuche mit gemeinsamem Stamm, dessen Mündung schlauchförmig in das Innere der Giftblase eingesenkt ist. Das Ende dieses Schlauches ist knopfförmig aufgetrieben. Giftdrüse und alkalische Drüse scheinen sich in der Stärke der Ausbildung zu vertreten (Dewitz 1877).

Die weibliche Geschlechtsöffnung der *Hymenoptera* ist von drei Paaren von Gonapophysen umstellt, die denen der *Odonata*, *Orthoptera* und *Blattaeformia* vollkommen homolog sind. Die vorderen Gonapophysen gehören dem 8. Sternit an, die inneren und äußeren sitzen am 9. Sternit. Bei den primitivsten *Hymenoptera*, den Blattwespen (*Tenthredinidae*) sind noch sämtliche Gonapophysen frei, häufig kurz und breit blattförmig und je nach dem Substrat, in das die Eier abgelegt werden, verschieden kräftig entwickelt, manchmal auch stark reduziert. Bei den *Terebrantia* kommt es dann zur Ausbildung eines typischen Legeapparates, der als Legestachel bezeichnet wird. Er entsteht durch das enge Aneinanderlegen der meist sehr langen, dünnen vorderen und inneren Gonapophysen, die von den äußeren, den Stachelscheiden umhüllt werden. Die inneren Gonapophysen verwachsen zu einer einheitlichen Rinne, die durch Grat und Nut mit den eigentlichen Werkzeugen, den vorderen Gonapophysen, als Stechborsten oder Stachelgräten bezeichnet, verbunden ist und ihnen als Führung dient. Zugleich ist es

zu einer weitgehenden Umbildung der letzten Abdominalsegmente zu einem komplizierten Stütz- und Bewegungsapparat gekommen.

Der Legestachel der *Terebrantia* ist überaus lang und dünn, bis zu zehnfacher Körperlänge und dient vielfach zum Anstechen holzbohrender Insektenlarven. Im einzelnen ist der Legeapparat natürlich je nach der ihm obliegenden Aufgabe verschieden ausgebildet. Die höchste Stufe der Entwicklung hat der Legeapparat der *Hymenoptera* bei den *Aculeata* erlangt. Er dient hier nur mehr als Waffe, während die Eier an der Basis des Stachels austreten. Der gesamte Stachelapparat mit dem zugehörigen basalen Stützapparat ist in einer vom 7. Segment gebildeten Höhlung verborgen. Bei *Apis mellifica* L. dienen Stachelrinne und Stachelscheiden noch als lose Führung für das Ei, bei den *Vespidae* ist auch das nicht mehr der Fall. Innerhalb der *Formicidae* kommt es zu einer weitgehenden Rückbildung des Stachels, wogegen die Giftdrüse immer wohl ausgebildet bleibt.

Berlese (1909) behauptet, daß der Legestachel der *Hymenoptera* aus drei Stücken bestehe, nämlich aus einem Paar von Gonapophysen am 8. Segment, sowie einem unpaaren Stück, das zum 9. Segment gehört. Jene sollen aus je drei Chitinfilamenten bestehen. Sie stellen offensichtlich die vorderen Gonapophysen dar, während Berlese die paarige Entstehung des dritten Stückes, das der Stachelrinne entspricht, aus den inneren Gonapophysen nicht erkannt hat. Ebenso hat Berlese die äußeren Gonapophysen nicht als solche erkannt, sondern beschreibt sie lediglich als paarige Anhänge des 9. Sternites. Daher kommt es auch, daß Berlese den Legeapparat der *Hymenoptera* in scharfen Gegensatz zu dem der *Saltatoria* usw. bringt.

Auf der eigenartigen Ausdrucksweise von Berlese beruht auch sicherlich die falsche Angabe von Handlirsch (1924), daß nämlich die *Hymenoptera* sowohl am 8. als auch am 9. Sternit zwei Paare von Gonapophysen besäßen. Nimmt man die von Berlese angegebene Zahl Drei als die Zahl der Gonapophysen nur der einen Seite, während jener die Gesamtzahl der vorhandenen Stücke meint, was aber eine ganz ungewöhnliche Ausdrucksweise ist, und rechnet dazu noch die von Berlese verkannten äußeren Gonapophysen, so kommt man genau auf Handlirschs irrtümliche Angabe.

I. Neuropteroidea.

1. Megaloptera (Abb. 72).

Der weibliche Geschlechtsapparat von *Sialis lutaria* L. wurde von Stitz (1909) eingehend untersucht. Ich stütze mich im folgenden auf ihn, deute jedoch, veranlaßt durch den Vergleich mit anderen Insektenordnungen, einzelne Abschnitte etwas anders. Die paarigen Ovidukte sind ausgezeichnet durch nach innen vorspringende Längsleisten und Lappen. Sie vereinigen sich zu einem sehr kurzen Eiergang, der etwa in die Mitte der Ventralwand der Vagina mündet. Diese ist nach der Abbildung ein ziemlich langer und weiter, gerader, hinten rechtwinkelig nach abwärts gekrümmter Sack. Die Wandung des vor der Mündung des Eierganges gelegenen Teiles ist dick und drüsig und in große Falten gelegt. Knapp vor dem Eintritt des Eierganges münden seitlich mit weiter Öffnung zwei taschenartige Aussackungen, die nicht ganz soweit nach vorn ragen als die zwischen ihnen gelegene Vagina. Der hintere Teil der Vagina ist nicht drüsig, das Epithel ist niedrig und in kleine Falten und Läppchen gelegt. Der Übergang zwischen den beiden Abschnitten ist ziemlich unvermittelt. Knapp hinter der Mündung des Eierganges ragen von der Dorsalwand der Vagina zwei ziemlich stark seitlich gelegene kolbenförmige Zapfen in die Vagina hinein. In ihrem Inneren liegt je ein hufeisenförmig gekrümmter kleiner Kanal, deren Mündungen in den seitlichen Aussackungen des vorderen Abschnittes der Vagina gelegen

sind. An der Stelle, wo die Vagina rechtwinkelig nach unten umbiegt, mündet an ihrer Dorsalwand ein Divertikel, das sich nach hinten zu in zwei taschenartige Fortsätze gabelt. Die gesamte Dorsalwand des Divertikels ist von einem dicken Drüsenpolster bedeckt. Außerdem ist noch ein bis ins 7. Segment reichender, weiter, unpaarer Sack vorhanden, der dicht unter der Dorsalwand des Körpers liegt und hinter der Geschlechtsöffnung nach außen mündet. Der gesamte ausleitende Teil des Geschlechtsapparates von den Endteilen der Ovidukte begonnen, ist größtenteils von kräftiger Muskulatur umhüllt, die hauptsächlich aus Ringfasern besteht.

Die Deutung der einzelnen Abschnitte macht zum Teil Schwierigkeiten. Nach Stitz (1909) dienen die beiden dünnwandigen, seitlichen Aussackungen des vorderen Abschnittes der Vagina, den man wohl als Bursa copulatrix bezeichnen kann, als Receptacula seminis und finden sich auch immer mit Sperma gefüllt. Die in den Zapfen, die wahrscheinlich für die Kopulation oder Eiablage von Bedeutung sind, gelegenen Kanälchen werden als Anhangsdrüsen (Receptaculardrüsen) gedeutet. Die beiden hinteren Drüsentaschen mit unpaarem Endabschnitt, die an der Umbiegungsstelle der Vagina münden, entsprechen vermutlich den Anhangsdrüsen anderer Insekten (*Lepidoptera*, *Hymenoptera* usw.). Dagegen findet sich für den unpaaren dorsalen Sack, wenn er überhaupt zum Geschlechtsapparat in näherer Beziehung steht, bei den übrigen Insekten keinerlei Homologon.

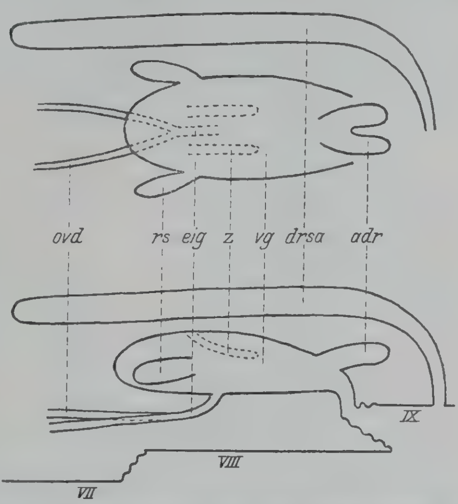


Abb. 72. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Megaloptera*. *VII*, *VIII*, *IX* 7., 8., 9. Sternit, *adr* Anhangsdrüsen, *drsa* dorsaler Sack, *eig* Eiergang, *ovd* Ovidukte, *rs* Receptaculum seminis, *vg* Vagina, *z* Zapfen in der Vagina.

Das 8. Segment des erwachsenen Tieres ist schmal ringförmig, das 9. besteht nach Stitz (1909) aus zwei stärker chitinisierten Stücken, die ineinander geschoben werden können und in der ventralen Mittellinie einen Längsspalt offen lassen. Es macht nach der Abbildung den Eindruck, als wäre das vordere, größere Stück das 9. Tergit, das seitlich soweit herunterreicht, daß es ventral fast zusammenstößt und nur einen schmalen Spalt zwischen sich frei läßt, während der hintere, median gespaltene Teil das 9. Sternit darstellt, dessen beide Hälften zwischen sich ebenfalls einen Spalt einschließen. Das 10. Segment ist nur ganz klein. Der vom 9. Tergit und Sternit gebildete Längsspalt wird als Genitalspalt bezeichnet. In diesen mündet vorn die Vagina, so daß die weibliche Geschlechtsöffnung etwa an der Grenze zwischen 8. und 9. Sternit liegt. Etwas weiter hinten liegt die Mündung des unpaaren dorsalen Sackes.

2. *Rhaphidides* (Abb. 73).

Der weibliche Geschlechtsapparat von *Rhaphidia notata* F. wurde ebenfalls von Stitz (1909) untersucht. Die Ovidukte vereinigen sich zu einem langen, un-

paaren Eiergang. In ihren Endteilen treten niedrige Längsleisten auf, sowie eine allmählich sich verdickende Chitinintima. Der Eiergang ist von einem nach hinten zu stärker werdenden Muskelbelag umgeben. Schließlich geht der Eiergang in einen kleinen Vorraum über, in den auch die übrigen Teile des Geschlechtsapparates eintreten und der am besten als Vagina bezeichnet wird. Dorsal vom Eiergang mündet das eiförmige Receptaculum seminis, das ein dickes Epithel, jedoch offenbar nur ganz dünne Chitinintima besitzt. Vorn trägt es einen kurzen Blindsack, sowie jederseits einen kurzen, gekrümmten, accessorischen Drüsenschlauch, die zusammen wohl die Receptaculardrüse darstellen. Der Ausführungsgang des Receptaculum seminis verjüngt sich allmählich nach hinten und ist von einer Ringmuskellage umhüllt. Dorsal vom Receptaculum seminis setzt sich der Vorraum in einen weiten, schlauchartigen, von sehr dickem Chitin ausgekleideten und mit dicker Ringmuskellage versehenen Sack fort, an dem mit kurzem, engen Stiel eine weite, dünnwandige Blase sitzt, die vorn einen kleinen Fortsatz trägt. Diese stellt die Bursa copulatrix dar. Während Stitz (1909) jedoch auch den dickwandigen Sack als einen Teil der Bursa copulatrix deutet, halte ich es für richtiger, diesen nur als einen Teil des Vorraumes und somit als einen Abschnitt der Vagina zu deuten, wofür sowohl das dicke Chitin als auch die starke Muskulatur spricht.

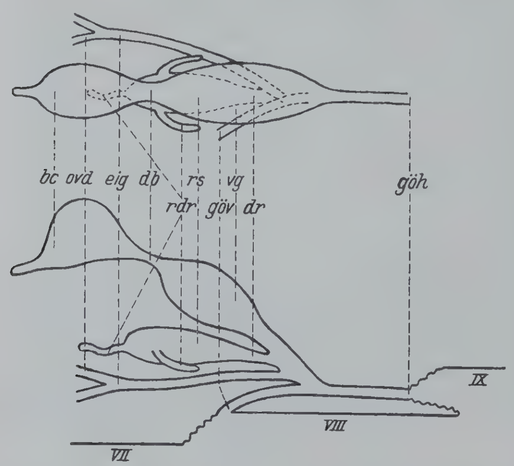


Abb. 73. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates des *Rhaphidides*. *VII*, *VIII*, *IX* 7., 8., 9. Sternit, *bc* Bursa copulatrix, *db* Ductus bursae, *dr* Ductus receptaculi, *eig* Eiergang, *göh* hintere Geschlechtsöffnung, *göv* vordere Geschlechtsöffnung, *ovd* Ovidukte, *rdr* Receptaculardrüsen, *rs* Receptaculum seminis, *vg* Vagina.

Die Vagina setzt sich einerseits in einen dünnen Gang fort, der im Inneren des Legeapparates gelegen ist, andererseits in einen Gang, der ventral vom Eiergang ein Stück nach vorn verläuft und hier ventral mündet.

Die Deutung des Legeapparates bot nach der Beschreibung und den Abbildungen, die Stitz (1909) gab, so große Schwierigkeiten, daß ich Nachuntersuchungen anstellen mußte. Dabei kam ich an Hand von in Kalilauge macerierten Abdomina einer *Rhaphidia*-Art zu folgenden von Stitz ziemlich stark abweichenden Resultaten (Abb. 74). Das 7. Segment ist noch vollkommen normal entwickelt. Das 8. Tergit ist halbringförmig entwickelt und reicht ebenso wie das noch zu besprechende 9. Tergit weit auf die Ventralseite herab. Dagegen fehlt das von Stitz beschriebene, die Basis des Legeapparates bedeckende 8. Sternit vollkommen. Es kann sich bei Stitz wohl nur um eine Verwechslung mit dem davorliegenden 7. Sternit handeln. Das 9. Tergit bildet einen fast vollständigen, nur ventral schmal offenen Ring. An seine Enden setzen sich die zu den beiden langen sogenannten Scheiden des Legeapparates umgeformten Hälften des 9. Sternites an, was lediglich eine Weiterentwicklung der Verhältnisse bei *Sialis lutaria* L. darstellt. An ihrer Spitze sitzen kleine, tasterartige Gebilde, die vielleicht den Styli entsprechen. Das 10. Segment bildet einen kleinen Ring um

den Anus. Die beiden Hälften des 9. Sternites legen sich flach aneinander und verwachsen dorsal miteinander, wobei vor allem im distalen Teile noch eine tiefe, dorsale Längsfurche erhalten bleibt, als Beweis der ursprünglichen Paarigkeit. Basal sind die beiden Scheiden nach Stitz noch mit einem dritten, unpaaren, ventralen Stück, das ich an meinen Totopräparaten nicht zu sehen vermochte, zu einem vollständigen Rohre verwachsen, in dessen Innerem der hintere Ausführungsgang der Vagina gelegen ist. Im weiteren Verlaufe löst sich dieses ventrale Stück sehr bald von den beiden Scheiden los und liegt nach den von Stitz abgebildeten Querschnitten zuerst ventral von den Scheiden (die hier ein Stück vollkommen voneinander getrennt sein sollen, was wohl ein Beobachtungsfehler ist) und schließlich im hinteren Teile des Legeapparates als feiner federnder Stab im Inneren der Legeröhre zwischen den beiden Scheiden. Der größte Teil des Legeapparates stellt also kein allseits geschlossenes Rohr dar, sondern der hintere Ausführungsgang der Vagina steht durch zwei enge, ventrolaterale Spalten mit der Außenwelt in Verbindung. Schwierigkeiten macht die Deutung dieses ventralen unpaaren Stückes. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß es sich dabei um

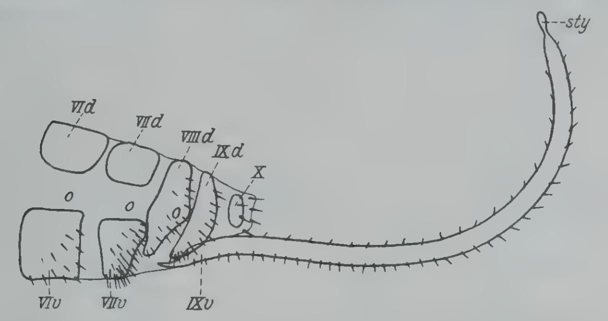


Abb. 74. Seitenansicht des Abdomenendes einer weiblichen Imago von *Rhaphidia* spec. *VId*, *VIId*, *VIIId*, *IXd* 6., 7., 8., 9. Tergit, *VIv*, *VIIv* 7., 8. Sternit, *IXv* 9. Sternit = Legeröhre, *X* 10. Segment, *sty* Styli. Vergr. 14×.

das stark modifizierte 8. Sternit handelt, so daß die hintere Geschlechtsöffnung, die offensichtlich der Eiablage dient, zwischen 8. und 9. Sternit gelegen wäre. Der vordere Mündungsgang der Vagina wäre dann dadurch entstanden, daß sich dorsal von dem 8. Sternit ein sekundärer Gang bildete, der sich vor dem 8. Sternit öffnet und der Kopulation dienen dürfte.

Der von Stitz (1909) abgebildete Längsschnitt (Taf. 29, Abb. 121) spricht in jeder Hinsicht sehr für meine Deutung, dagegen ist die Beschriftung der Abb. 126 und 127 auf Taf. 29 ganz verfehlt. Der die Legeröhre umgebende, ventral mit der Außenwelt in Verbindung stehende, mit *V* bezeichnete Raum kann auf keinen Fall den Genitalvorraum (Vagina) darstellen, sondern ist die Spalte zwischen dem Legeapparat und den seitlich noch als zwei Lappen vortretenden unteren Enden des 9. Tergites.

3. *Neuroptera* (Abb. 75).

Stitz (1909) untersuchte *Chrysopa perla* L., *Hemerobius nervosus* F. und *Myrmeleon formicarius* L. Der immer wohlentwickelte, meist von einer dünnen Ringmuskelschichte umgebene, manchmal in seinem mittleren Teile in Falten gelegte oder etwas aufgeknäuelte Eiergang mündet in die meist ziemlich kugelige Vagina, von Stitz als Genitalvorraum bezeichnet. Dorsal setzt sich die Vagina in die Bursa copulatrix fort, die durch ein viel engeres Lumen meist scharf abgesetzt

ist. Sie hat gestreckt keulenförmige Gestalt, die Wandung ist häufig in Falten gelegt und mit einer dicken Chitinintima bedeckt. Zwischen Eiergang und Bursa copulatrix mündet der Ductus receptaculi. Die Samenkapsel und ihr Ausführungsgang sind immer von sehr dickem, häufig gelbbraun gefärbtem Chitin ausgekleidet. Bei *Chrysopa perla* L. und *Hemerobius nervosus* F. ist das Receptaculum seminis ein ziemlich geräumiger Sack, der ziemlich scharf von dem in zahlreiche, enge Windungen gelegten Ductus receptaculi abgesetzt ist. Bei *Myrmeleon formicarius* L. jedoch ist das ganze Receptaculum seminis schlauchförmig, vom Ausführungsgang nicht abgesetzt und in zahlreiche, enge Windungen gelegt. Bei *Chrysopa perla* L. und *Hemerobius nervosus* F. sind die Vorderenden der Bursa copulatrix und des Receptaculum seminis durch einen feinen Gang verbunden, der als Ductus seminalis bezeichnet werden muß. Bei *Chrysopa perla* L. ist von der Vagina eine dorsale und hintere Abteilung ziemlich gut abgesondert. In diese mündet von der Dorsalseite eine mächtige, über die Bursa copulatrix weit nach vorn reichende, sackförmige Anhangsdrüse, sowie ein enger, nach hinten gerichteter Drüsenschlauch, über dessen Mündung eine Chitinleiste gelegen ist, auf der strahlenförmig gestellte Chitinborsten stehen. Die Vagina bildet ferner bei dieser Art kurz vor ihrer Ausmündung unterhalb des Eierganges eine taschenartige Ausbuchtung nach vorn. Durch eine Querfalte in der Vorderwand der senkrecht gestellten Vagina, die in eine Vertiefung der Hinterwand eingreift, kommt außerdem ein ziemlich guter Verschluß der Genitalöffnung zustande. Bei *Hemerobius nervosus* F. findet sich nur eine wenig entwickelte, schlauchförmige Anhangsdrüse, die dorsal unmittelbar in die Vagina mündet. Die Ventralwand der Vagina ist stark nach oben und innen geschlagen, so daß die Geschlechtsöffnung nicht nach unten, sondern nach hinten und oben gerichtet ist. Bei *Myrmeleon formicarius* L. ist die Vagina nur wenig entwickelt. Dorsal von der Bursa copulatrix mündet eine ziemlich lange schlauchförmige Anhangsdrüse. Auf die ziemlich komplizierten Mündungsverhältnisse konnte STITZ aus Mangel an Material nicht eingehen.

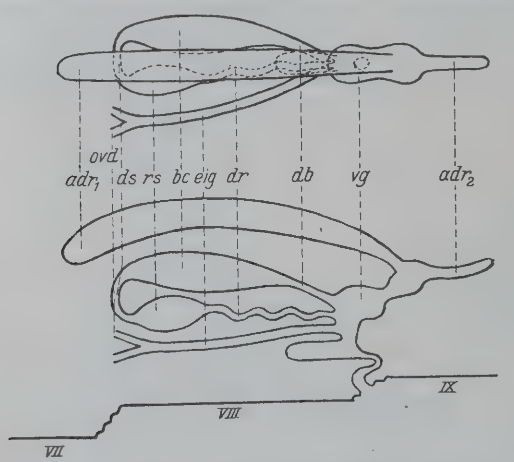


Abb. 75. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Neuroptera*. *VII, VIII, IX* 7., 8., 9. Sternit, adr_1 vordere Anhangsdrüse, adr_2 hintere Anhangsdrüse, *bc* Bursa copulatrix, *db* Ductus bursae, *dr* Ductus receptaculi, *ds* Ductus seminalis, *eig* Eiergang, *ovd* Ovidukte, *rs* Receptaculum seminis, *vg* Vagina.

Bei *Osmylus maculatus* F. finden sich nach DUFOUR (1848) und HAGEN (1852) (beide nach STITZ 1909) als accessorische Organe zwei Kittdrüsen, die aus je einer kleinen, kugeligen Blase mit Chitinintima und vielleicht muskulöser Hülle und einem äußerst feinen, aufgeknäuelten Ausführungsgang bestehen, der in den oberen und hinteren Teil des Eierganges mündet, sowie eine Bursa copulatrix, die eine linksseitig gelegene, dünnhäutige Blase darstellt. Sie öffnet sich gesondert vom Eiergang in die Vagina, die nur eine Fortsetzung des Eierganges dar-

stellt. Von BERLESE (1909) wird die Bursa copulatrix als Receptaculum seminis gedeutet.

Nach BRAUER (1854, aus STITZ 1909) besitzt *Mantispa pagana* F. lediglich ein halbkreisförmiges Receptaculum seminis mit langem Ausführungsgang als Anhangsorgan und Drüsen fehlen vollständig.

Die weibliche Geschlechtsöffnung liegt, soviel man aus der Beschreibung von STITZ (1909) entnehmen kann, hinter dem 8. Segment. Von diesem ist bei *Chrysopa perla* L. und *Hemerobius nervosus* F. nur das halbringförmige Tergit erkennbar, das weit auf die Ventralseite reicht. Das 9. Tergit ist ebenfalls halbringförmig, an seinen ventralen Enden sitzen die beiden Hälften des vollständig gespaltenen 9. Sternites als zwei Lappen an. Ferner liegt vor den Hälften des 9. Sternites ein ganz verborgenes, kleines, unpaares Chitinstück, das offenbar das stark reduzierte 8. Sternit darstellt. Das 10. Segment bildet einen Ring um den Anus. Bei *Myrmeleon formicarius* L. ist das Abdomenende viel schwieriger zu deuten. Nach der Abbildung von STITZ (1909) ist nicht zu zweifeln, daß das sogenannte Genitalsegment aus zwei Segmenten besteht, nämlich dem 8. und dem 9., von denen ventral jedes ein Paar von beborsteten Zapfen trägt. Außerdem ist jederseits ventrolateral eine gemeinsame faltenartig vorspringende Versteifungsleiste vorhanden.

J. Panorpoidea.

1. Panorpatae (Abb. 76).

Zum Verständnis des Geschlechtsapparates der *Panorpatae* ist es unerläßlich, sich vorerst ein klares Bild über den Bau des Abdomens derselben zu machen. Der einzige, der sich in neuerer Zeit damit eingehender beschäftigt hat, war STITZ (1908). Doch auch er stößt am Abdomenende auf ihm unüberwindliche Schwierigkeiten und vermag mit den dem letzten sichtbaren Segment folgenden Chitinstücken nichts rechtes anzufangen. Er beschreibt den äußeren Bau derselben und sucht sie mit Teilen des männlichen Abdomenendes in Beziehung zu bringen. Auf eine Deutung ihres morphologischen Wertes geht er nicht ein und eilt überhaupt über dieses Problem ziemlich rasch hinweg. An Hand eines in Kalilauge macerierten und auseinandergezogenen Totopräparates (Abb. 77), sowie eines Medianschnittes (STITZ 1908) ist es nun ziemlich leicht, sämtliche Stücke des Abdomens zu deuten. Die ersten fünf, nicht wie STITZ sagt, sechs Segmente sind wohlentwickelt, sehr kräftig chitinisiert und dunkelbraun gefärbt. Das 5. Segment ist etwas kegelförmig, im Gegensatz zum Männchen aber nicht länger als das vorhergehende. Die folgenden drei Segmente (6.—8.) entsprechen dem Stachel des Männchens. Sie sind ziemlich schlank, zylindrisch, wenig stark chitinisiert, daher hell gefärbt und deutlich in Tergit und Sternit geteilt. Das 8. Sternit ist etwas

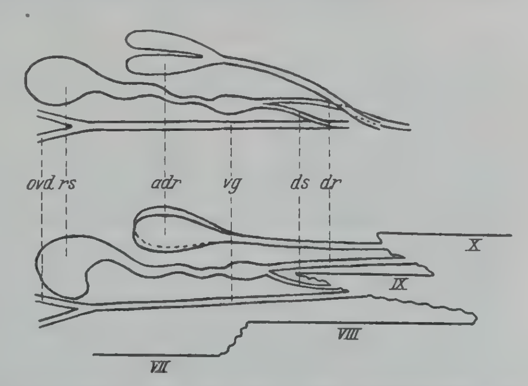


Abb. 76. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Panorpatae*. *VII*, *VIII*, *IX*, *X* 7., 8., 9., 10. Sternit, *adr* Anhangsdrüsen, *dr* Ductus receptaculi, *ds* Ductus seminalis, *ovd* Ovidukte, *rs* Receptaculum seminis, *vg* Vagina.

kräftiger chitinisiert, am Hinterrande gerundet und durch zwei laterale Schlitze fast bis an den Vorderrand des Segmentes vom Tergit getrennt. Dieses Segment bildet am lebenden Tier den Abschluß des Abdomens. Dahinter sieht man noch zwei kurze, zweigliedrige, tasterartige Gebilde vorragen. Am macerierten und auseinandergezogenen Objekt kann man jedoch beobachten, daß im Abdomen dorsal vom 8. Sternit ein eigenartiges, je nach der untersuchten Art etwas verschieden geformtes Chitinstück liegt, das man nach Lage, Form und Aussehen ganz gut als ein modifiziertes Sternit auffassen kann (vgl. Stitz 1908). Bei der von mir untersuchten Art ist dieses Chitinstück etwas anders geformt, da ich aber die Artzugehörigkeit meines Objektes nicht festgestellt habe, stütze ich mich lieber auf die Abbildung von Stitz. Wie der Längsschnitt (Stitz 1908) zeigt, münden in diese Region die Geschlechtsgänge. Die nun folgende, stärker dorsal gelegene Chitinröhre umschließt nur mehr den Enddarm. In ihr ist zuerst ein typisches Segment eingelagert, ein verkleinertes Abbild der vorhergehenden, nur eine Pleuralhaut läßt sich nicht mehr erkennen. Es ist durch eine wohlentwickelte Intersegmentalhaut mit dem vorhergehenden Segment verbunden. Ebenso sind die nun folgenden Chitinstücke durch eine Intersegmentalhaut abgesetzt. Dorsal liegt ein median fast bis zur Basis oder sogar ganz gespaltenes, zylindrisches Chitinstück, an dessen Hinterrand zwei zweigliedrige, kräftig chitinisierte, fast

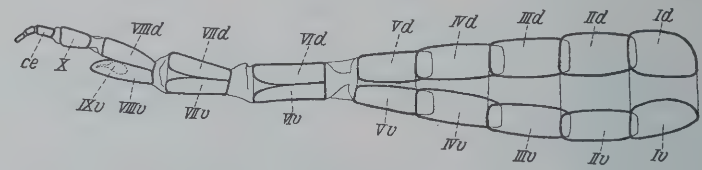


Abb. 77. Seitenansicht des Abdomens einer weiblichen Imago von *Panorpa* spec. *Id—VIIId* 1.—8. Tergit, *Iv—VIIIv* 1.—8. Sternit, *IXv* ? 9. Sternit, *X* 10. Segment, *ce* Cerci. Vergr. 8×.

schwarz gefärbte Taster ansetzen, die ich schon früher erwähnte, da sie auch am lebenden Tier deutlich sichtbar sind und die ich als Cerci deute. An der Basis dieser Chitinstücke, von zwei kleinen, Borsten tragenden Chitinwärzchen ventrolateral umstellt, liegt der After. Ein Studium des Längsschnittes (Stitz 1908) läßt sofort das 8. Segment erkennen, das vor allem ventral alle folgenden Teile deckt, so daß tatsächlich nur die lateral gelegenen und daher im Medianschnitt nicht getroffenen Cerci darüber hinausragen können. Dorsal vom 8. Sternit liegt das schon besprochene Chitinstück, an der ventralen Beborstung deutlich zu erkennen. Es macht auch hier ganz den Eindruck eines Sternites und ich zögere nicht, es als das in den Dienst des Geschlechtsapparates getretene, modifizierte 9. Sternit anzusprechen. Was gegen die Sternitnatur sprechen könnte, ist eigentlich nur, daß es nicht mehr vorgestülpt werden kann, was wohl in der geänderten Funktion eine genügende Erklärung findet, sowie daß ein zugehöriges Tergit fehlt. Da wir aber solche Verhältnisse auch sonst gelegentlich in anderen Insektengruppen finden, z. B. bei den *Coleoptera* (*Hydroporus*), so kann auch das keineswegs ein Hindernis für die Deutung sein, zumal die Lage der Geschlechtsöffnungen dann vollkommen homolog der der Lepidoptera ist, die man ja allgemein mit der *Panorpatae* in nahe Beziehung bringt. Das nächste ringförmige Segment ist dann das 10. Ob das dann folgende Chitinstück, auf dem die Cerci sitzen, den Rest eines 11. Segmentes oder nur die Basalglieder der Cerci darstellt, kann ich nicht entscheiden.

Gonapophysen fehlen. Handlirsch (1924) gibt zwar an, daß ein Paar meist verborgener Gonapophysen vorhanden seien, doch ist dies sicher falsch. Vermut-

lich hat er die meist etwas zipfelartig ausgezogenen Ecken des über dem 8. Sternit verborgenen 9. Sternites für solche gehalten.

Die beiden Eileiter vereinigen sich zu einer langen Vagina (meist als Eiergang bezeichnet), deren Innenwand von einer feinen Chitinschichte bedeckt und in zahlreiche Längs- und Querfalten gelegt ist. Außen ist sie von einer Ring- und darüber einer Längsmuskellage umhüllt. Die Mündung der Vagina liegt dorsal vom 8. Sternit zwischen diesem und dem 9. Sternit und führt in eine Höhlung, die durch das mächtig entwickelte 8. Sternit gebildet wird und die IMMS (1925) als Genitalraum bezeichnet. Ein Eiergang ist nicht unterscheidbar. Dorsal von der Vagina, etwa über ihrer Gabelungsstelle, liegt ein unregelmäßig geformter Sack. Der Ausführungsgang ist zuerst weit, macht eine S-förmige Schlinge und verläuft dann leicht geschlängelt und immer enger werdend nach hinten. Sein Epithel ist durchwegs drüsig. Schließlich erweitert er sich zu einer kleinen dünnwandigen Kammer. Diese mündet nun durch zwei Gänge nach außen. Der ventrale, etwas weitere verläuft unterhalb des 9. Sternites und öffnet sich knapp über der Ausmündung der Vagina. Der dorsale Gang ist sehr eng und liegt dorsal vom 9. Sternit, geborgen in einem medianen Chitinwulst desselben (STITZ 1908). Die Mündung liegt also auf oder hinter dem 9. Sternit. Dieser Sack dient als Receptaculum seminis, das gemeinsame Stück des Ausführungsganges, sowie der dorsale Ast desselben wird am besten als Ductus receptaculi, der ventrale als Ductus seminalis bezeichnet. Die große Ähnlichkeit dieses Abschnittes mit der Bursa copulatrix der *Lepidoptera* beruht, wie ich im Kapitel über die stammesgeschichtlichen Beziehungen der einzelnen Ordnungen zeigen werde, nur auf Analogie. Den Versuch, einen Teil als Receptaculum seminis, den anderen als Bursa copulatrix zu deuten und gar noch, wie STITZ (1908) es tut, den vordersten Abschnitt als Bursa copulatrix, die Anschwellung vor der Spaltung des Ausführungsganges aber als Receptaculum seminis zu bezeichnen, halte ich für verfehlt.

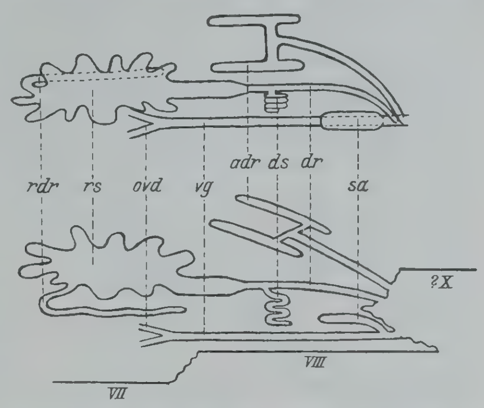


Abb. 78. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Trichoptera*. *VII*, *VIII* 7., 8. Sternit. *?X* ? 10. Sternit, *adr* Anhangsdrüsen, *dr* Ductus receptaculi, *ds* Ductus seminalis, *ovd* Ovidukte, *rdr* Receptaculardrüse, *rs* Receptaculum seminis, *sa* Aussackung der Vagina, *vg* Vagina.

An die Öffnung des Ductus receptaculi gleich anschließend mündet der lange unpaare Ausführungsgang zweier keulenförmiger Anhangsdrüsen.

2. *Trichoptera* (Abb. 78).

In neuerer Zeit wurde der weibliche Geschlechtsapparat der *Trichoptera* nur von STITZ (1904) untersucht. Mit der äußeren Morphologie des Abdomens beschäftigte sich auch KLAPÁLEK (1904a) eingehender. Hinsichtlich des Baues und der Segmentierung des Abdomens, sowie der Lage der Geschlechtsöffnungen kann ich mich nur auf diesen stützen, da sich die Angaben von STITZ (1904), die sich hauptsächlich darauf beschränken, die Lage gewisser Organteile in bestimmten Segmenten festzulegen, mit den beigegebenen Abbildungen in keiner Weise in

Übereinstimmung bringen lassen, ja sogar zu klaren Widersprüchen führen. Nach Klapálek ist das 8. Sternit wohlentwickelt und wird als Subgenitalplatte bezeichnet, die sehr verschieden geformt sein kann. Gelegentlich ist sie auffallend stark verlängert und soll dann seitlich mit dem 9. Sternit verwachsen sein. Das 9. und 10. Segment sind normal, an letzterem sitzen tasterartige Anhänge, die wohl die Cerci darstellen. Hinter dem 8. Sternit ist die Intersegmentalfalte zu einer Tasche erweitert, die man als Genitalraum bezeichnen kann (von Stitz 1904 Vestibulum genannt). In diesen münden die verschiedenen Teile des Geschlechtsapparates. Gonapophysen und Styli fehlen vollkommen. Handlirschs (1924) Angabe, daß manchmal sehr kleine Gonapophysen vorkommen, beruht sicherlich auf einem Irrtum.

Stitz (1904) untersuchte die inneren weiblichen Geschlechtsorgane von *Limnophilus bipunctatus* Ct., *Phryganea striata* L. und *Molanna angustata* Ct. Sie stimmen weitgehend überein, nur in Kleinigkeiten zeigen sich Differenzen. Die beiden Eileiter vereinigen sich zu einer ziemlich langen und engen Vagina (meist als Eiergang bezeichnet), die von einer nach hinten stärker werdenden Ringmuskellage umhüllt ist und direkt in den Genitalraum mündet. Ein Eiergang ist nicht zu unterscheiden. Bei manchen Arten ist die Vagina vor ihrer Mündung knieförmig abgebogen, derart, daß der Scheitel des Winkels gegen die Ventralseite gerichtet ist. Dorsal vom hinteren Teil der Vagina liegt ein kleiner, unpaarer, dünnwandiger Sack mit feiner Chitinintima, der nach hinten in einen von dickem Chitin ausgekleideten und von kräftiger Ringmuskulatur umhüllten Ausführungsgang übergeht, der dann rechtwinkelig nach unten umbiegt und knapp über der Öffnung der Vagina in den Genitalraum mündet. Nach dem von Stitz gegebenen Längsschnitt macht es jedoch den Eindruck, als münde dieser Gang eher in den Endteil der Vagina. Dorsal von diesem Sack liegt ein sehr kompliziert gebautes Organ. Es besteht aus einem weiten, vielfach gelappten, manchmal etwas muskulösen, ziemlich weit vorn gelegenen Sack, aus dessen Ventralwand ein langer, dünner, vielfach gewundener und blind geschlossener Drüsenschlauch entspringt. Nach hinten zu geht der Sack in einen ziemlich geräumigen Schlauch über, dessen Innenwand in Falten gelegt ist. Dieser, sowie der Sack selbst, sind von einer kräftigen Chitinschichte ausgekleidet, die oft Zähnchen, Stachel usw. trägt. An diesen weiten Schlauch schließt ein kurzes, etwa kegelförmiges Gangstück, das eine besonders dicke, gelbe Chitinintima besitzt. Danach wird der Gang sehr eng und gabelt sich bald. Der dorsale, etwas weitere Ast ist von kräftigem Chitin ausgekleidet, von einer dicken Muskularis umhüllt und mündet in den Genitalraum. Der andere, ventrale Ast ist sehr dünn, besitzt ebenfalls eine Chitinintima, aber keine Muskulatur, macht einige Windungen und endet dann blind. Dieses Organ dient wohl, wie das ganz entsprechende bei den *Panorpatae*, als Receptaculum seminis, wie schon das Vorhandensein einer Receptaculardrüse und das Auftreten besonderer für den Ductus receptaculi charakteristischer Chitinbildungen beweist. Die Deutung von Stitz (1904) als Bursa copulatrix ist sicherlich verfehlt und wohl wie bei den *Panorpatae* durch die äußerliche Ähnlichkeit mit der Bursa copulatrix der *Lepidoptera* veranlaßt.

Dorsal vom Receptaculum seminis liegt noch eine große paarige, in ihrer Gesamtheit etwa gestreckt H-förmige Anhangsdrüse, aus deren verbindendem Schenkel der lange, muskulöse, manchmal knieförmig gebogene, dorsal vom Ductus receptaculi sich öffnende Ausführungsgang entspringt. Im Genitalraum befinden sich eine Reihe von charakteristischen Längsfalten, die aber von keiner weiteren Bedeutung sind.

Ob die Lage der Geschlechtsöffnungen und der Geschlechtsapparat der *Trichoptera* nicht noch etwas anders zu deuten ist, werde ich im Kapitel über die Phylogenie des Geschlechtsapparates besprechen.

3. *Lepidoptera* (Abb. 79).

Die primitivsten *Lepidoptera* besitzen nur eine einzige Geschlechtsöffnung am 10. Sternit knapp unter dem After (CHAPMAN 1916, TILLYARD 1919, PHILPOTT 1927), die ohne Zweifel der hinteren Geschlechtsöffnung der höheren Formen homolog ist. Einen solchen einfachen Bau haben sämtliche *Jugatae*, sowie unter den *Frenatae* die Gruppe, die HANDLIRSCH (1924) als *Tineidae aculeatae* zusammenfaßt, sowie auch einige *Psychidae* (HANDLIRSCH 1924, IMMS 1925). Das 9. Segment dient als Legeröhre und kann infolge der langen Intersegmentalhaut zwischen diesem und dem 8. Segment fernrohrartig vorgestülpt werden. In der Ruhe liegt es zum größten Teile in diesem verborgen. Bei manchen Formen ist es auch weitergehend modifiziert, so daß nur mehr einige Chitinstäbe erhalten sind (*Eriocraniidae*, PHILPOTT 1927). CHOLODKOVSKY (1885) hat bei *Nematois metallicus* POD. diese Chitinstäbe nicht als modifiziertes Segment erkannt und gibt daher irrtümlich die Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung am 8. Segment an. Vom

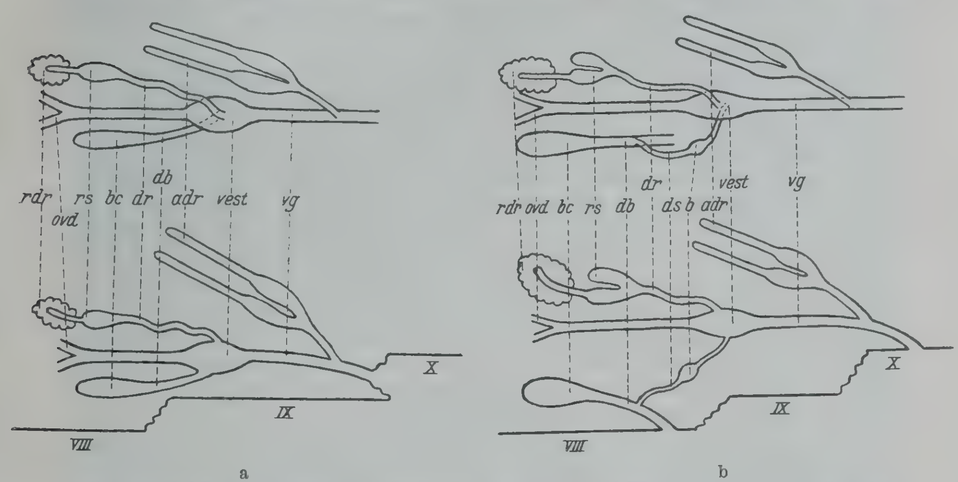


Abb. 79. Schemata des weiblichen Geschlechtsapparates der *Lepidoptera*. a mit einer Geschlechtsöffnung, b mit zwei Geschlechtsöffnungen. *VIII*, *IX*, *X* 8., 9., 10. Sternit, *adr* Anhangsdrüsen, *b* Bulla, *bc* Bursa copulatrix, *db* Ductus bursae, *dr* Ductus receptaculi, *ds* Ductus seminalis, *ovd* Ovidukte, *rdr* Receptaculardrüse, *rs* Receptaculum seminis, *vest* Vestibulum, *vg* Vagina.

10. Segment sind meist noch Teile erhalten, doch kann es auch vollkommen reduziert sein (*Eriocraniidae*, PHILPOTT 1927), wobei die Geschlechtsöffnung dann sekundär wieder hinter das 9. Segment zu liegen kommt.

Die inneren Geschlechtsorgane bestehen aus einer langen Vagina, ein Eiergang läßt sich nicht abgrenzen. Dorsal öffnet sich in sie ziemlich weit hinten der unpaare Ausführungsgang einer paarigen Anhangsdrüse, die der bei höheren *Lepidoptera* ohne Zweifel homolog ist. Eine verschiedene Lage scheinen dagegen nach den Angaben der Autoren das Receptaculum seminis und die Bursa copulatrix zu haben, die beide meist etwa keulenförmige Gestalt mit mehr minder scharf abgesetztem Ausführungsgang besitzen. Nach CHOLODKOVSKY (1885) münden beide auf der Dorsalseite, und zwar die Bursa copulatrix vor dem Receptaculum seminis. Diese Lagerung würde vollkommen der höherer *Lepidoptera* entsprechen. Nach PETERSEN (1900), dessen Originalarbeit mir leider unzugänglich blieb und den ich nach IMMS (1925) zitiere, liegt die Bursa copulatrix bei den *Micropterygidae* ventral von der Vagina. Aus PHILPOTTS (1927) Beschreibung ist die Lage

der Bursa copulatrix nicht klar zu ersehen, doch scheint auch er, nach den Abbildungen zu schließen, diese ventral von der Vagina gefunden zu haben. Nach ihm müßte auch das Receptaculum seminis, das er immer aus dem Ductus bursae entspringen läßt, ventral gelegen sein. Manchmal ist dieser Komplex sehr kompliziert gebaut. So besteht er bei *Eriocrania semipurpurella* STEPH. nach PHILPOTT (1927) in der Hauptsache aus vier Abschnitten. Bald nach der Abspaltung von der Vagina ist der Ductus bursae etwas erweitert und es befinden sich hier ganz eigenartig gebaute, spangenförmige Chitinversteifungen, deren Bedeutung unklar ist. Gleich darauf mündet ein enger Gang, der in einiger Entfernung zu einer Blase anschwillt, dann sich wieder verengt und blind endet. Der Ductus bursae schwillt nochmals blasenartig an und hier mündet ein stark gekrümmter Gang, der schließlich in ein feines Filament ausläuft. Die eigentliche Fortsetzung des Ductus bursae bildet ein mäßig weiter, am Ende etwas angeschwollener und blind endender Gang. Es war PHILPOTT (1927) nicht möglich, eine Deutung dieser Teile zu geben und auch ich bin mir an Hand seiner Beschreibung und Abbildung nicht klar darüber geworden. Der stark gekrümmte, in ein Filament auslaufende Gang dürfte wohl das Receptaculum seminis darstellen.

Bei den niedersten Formen mit doppelter Geschlechtsöffnung (manche *Psychidae*) besteht nach PETERSEN (1900, aus IMMS 1925) die vordere Geschlechtsöffnung aus einem ganz kurzen Gang, der die Vagina im Bereiche des Hinterrandes des 8. Sternites mit der Außenwelt in Verbindung setzt und in den von vorn die Bursa copulatrix mündet. Meiner Ansicht nach ist es richtiger und für die weitere Entwicklung verständiger, wenn man annimmt, daß nicht die Vagina, sondern der Bursastiel nahe seiner Mündung in die Vagina diese Verbindung mit der Außenwelt erfährt. Bei den meisten anderen *Lepidoptera* sind dann die verbindenden Gänge der Bursa copulatrix sowohl mit der Außenwelt (sekundärer Ductus bursae), als auch mit der Vagina (Ductus seminalis) zu meist langen Kanälen ausgewachsen. Der primäre Ductus bursae ist nichts anderes als das Stück des sekundären Ductus bursae zwischen der Einmündung des Ductus seminalis und der Bursa copulatrix — dieses Stück kann auch reduziert sein — plus dem Gang, der allgemein als Ductus seminalis bezeichnet wird.

Die Bursa copulatrix liegt bei den ursprünglicheren Formen mit doppelter Geschlechtsöffnung durchwegs noch ventral (STITZ 1902). Die vordere Geschlechtsöffnung liegt dabei meist nicht auf, sondern noch hinter dem 8. Sternit, wie auch sicherlich die primäre Lage der hinteren Geschlechtsöffnung hinter dem 9. Sternit war, wofür die Entwicklungsgeschichte den Beweis liefert. Erst sekundär kam es zur Verlagerung der Geschlechtsöffnungen auf die Fläche des 8. bzw. 10. Sternites.

Eine gute Zusammenstellung über den Bau des weiblichen Geschlechtsapparates der ursprünglicheren *Lepidoptera* mit doppelter Geschlechtsöffnung, die man häufig als *Microlepidoptera* zusammenfaßt, gibt STITZ (1902). Die paarigen Ovidukte münden in das Vorderende der ziemlich engen Vagina, die in der Mitte etwas angeschwollen ist. Diese Erweiterung wird als Vestibulum bezeichnet und nimmt die Ausführungsgänge der Bursa copulatrix und des Receptaculum seminis auf. Ein Eiergang läßt sich nicht unterscheiden. Wenn der Ausdruck Vagina in diesem Falle auch nicht sehr glücklich erscheint, da der so bezeichnete Gang lediglich zur Ausleitung der Eier dient, so ist er doch ontogenetisch begründet und soll daher beibehalten werden. Der Endabschnitt der Vagina entspricht entwicklungsgeschichtlich der Genitaltasche der weiblichen *Coleoptera*. Gelegentlich münden Vagina und Enddarm in eine gemeinsame Höhle, die als Kloake bezeichnet wird. Die gesamte Vagina und manchmal auch die Endteile der Ovidukte sind von einer nach hinten zu stärker werdenden Ringmuskelschichte umgeben.

Die Innenwand des hinter dem Vestibulum gelegenen Teiles der Vagina ist von einer oft sehr kräftigen Chitinintima ausgekleidet. Anhangsdrüsen, häufig auch als Kittdrüsen bezeichnet, sind meistens vorhanden und fehlen nur bei Arten, die ihre Eier nicht ankleben (PETERSEN 1907). Sie bestehen aus drei Teilen: Paarigen Drüsenschläuchen, häufig zu dicken Sammelblasen angeschwollenen paarigen Ausführungsgängen und einem von Ringmuskeln umgebenen unpaaren Endabschnitt, der ziemlich nahe der Geschlechtsöffnung dorsal in die Vagina mündet. Das Receptaculum seminis öffnet sich dorsal in das Vestibulum mit einem langen, engen, in der Mitte häufig spiralig aufgerollten Ductus receptaculi. Auch wenn dieser scheinbar gerade ist, so ist doch meist das Lumen im Inneren spiralig gewunden. Am Ende geht der Ductus receptaculi in die Samenkapsel über, die oft stark gekrümmt oder zweiteilig ist. Eine Ringmuskulatur kann vorhanden sein oder auch fehlen. Am Ende der Samenkapsel sitzt eine schlauchförmige Receptaculardrüse. Die Bursa copulatrix stellt einen geräumigen Sack dar, von der der sich nach hinten allmählich verengende Ductus bursae nur unscharf abgesetzt ist. Dieser besitzt eine oft sehr starke Ringmuskulatur, die der Bursa copulatrix selbst fehlt und mündet auf oder hinter dem 8. Sternit. Die Behauptung STITZ' (1902), daß die Mündung hinter dem 7. Sternit gelegen sei, ist falsch und läßt sich an Hand seiner Abbildungen sehr leicht widerlegen. Deutlich zeigt sich an seinen Schemata, daß die Bursaöffnung meist auf oder hinter dem letzten wohlentwickelten Sternit gelegen ist. Da aber das 8. Sternit bei den *Lepidoptera* immer noch gut ausgebildet ist, so kann das Sternit, auf oder hinter dem die Bursaöffnung gelegen ist, nur das 8. Sternit darstellen. Am proximalen Teile der Bursa copulatrix befindet sich manchmal (*Pieridae* usw.) ein meist gestielter, sackförmiger Anhang mit dünner Chitinintima.

Ausgekleidet ist die Bursa copulatrix von einer sehr kräftigen Chitinschichte, an deren Oberfläche häufig Stacheln oder Zähnchen sitzen, außerdem finden sich meist ein oder zwei besondere Chitinplatten. Die Verbindung der Bursa copulatrix mit dem Vestibulum wird durch den Ductus seminalis hergestellt. Dieser ist ein in der Regel dünner, manchmal aber auch ziemlich weiter Gang, der stets auf der Ventralseite in das Vestibulum mündet. In der Mitte zeigt er oft eine blasenartige Auftreibung, die manchmal auch durch einen Stiel abgesetzt ist (Bulla). Seine Ursprungsstelle an der Bursa copulatrix ist dagegen eine sehr verschiedene und schwankt je nach der Art von der Bursa copulatrix selbst bis nahe zur Mündung des Ductus bursae. Immer ist er von Ringmuskeln umgeben und im Inneren von einer Chitinschichte ausgekleidet.

Bei den höchstentwickelten *Lepidoptera* (*Macrolepidoptera*) liegt die Bursa copulatrix häufig dorsal vor dem Receptaculum seminis und der Ductus seminalis mündet ebenfalls dorsal in das Vestibulum, das oft kaum ausgeprägt ist. Zwischen den Öffnungen des Ductus receptaculi und Ductus seminalis bildet sich gelegentlich eine verbindende Rinne (*Bombyx mori* L., VERSON u. BISSON 1896 b).

Das 8. Sternit des Weibchens von *Lymantria dispar* L. ist zu einer besonderen, spangenförmigen Bursalplatte umgebildet, die das in ihrer Mitte gelegene Ostium bursae in Form eines nur hinten schmal offenen Ringes umgibt. Das 8. Tergit ist normal entwickelt; am Vorderrande verlängert es sich in zwei endoskelettale Stäbe, die als erste Apophysen bezeichnet werden. Das 9. Sternit ist vollkommen reduziert, vom 9. Tergit sind nur zwei endoskelettale Stäbe erhalten, die an den Vorderrand der beiden Hälften des 10. Tergites ansetzen und als zweite Apophysen bezeichnet werden. Das 10. Tergit ist zweiteilig und besteht aus zwei klappenförmigen Platten, die Labien genannt werden. Ventral davon liegen die Vaginal- und Afteröffnung, eingefaßt von einer schwachen Chitinkrause, die als

Analkonus bezeichnet wird und den Rest des 10. Sternites darstellt (GOLDSCHMIDT 1920). Andere *Lepidoptera* stimmen im wesentlichen damit überein, nur scheint das 9. Segment nicht immer so weitgehend reduziert zu sein. Styli und Gonapophysen fehlen vollkommen.

4. Diptera (Abb. 80).

Die paarigen Ovidukte vereinigen sich zu einem ziemlich engen und von Ringmuskeln umhüllten Eiergang, der häufig in der Ruhe eine S-förmige Krümmung aufweist, um das Vorstoßen der Legeröhre zu ermöglichen, ohne daß die Ovarien aus ihrer Lage gebracht werden. Der Eiergang geht hinten in vielen Fällen ganz allmählich in die meist wesentlich weitere Vagina über, die häufig dicke Chitinintima besitzt, von kräftiger Ringmuskulatur umgeben ist und hinter dem 8. Sternit ausmündet. In den Anfangsteil der Vagina münden dorsal ein oder mehrere Receptacula seminis, sowie die Anhangsdrüse. Receptacula seminis können ein bis vier vorhanden sein, am häufigsten ist die Zahl drei. Sie bestehen aus je einer kugeligen Samenkapsel und einem meist scharf abgesetzten, häufig mit dem Anfangsteil etwas in die Samenkapsel eingestülpten Ductus receptaculi. Bei den *Asilidae* sind sie dagegen schlauchförmig (REICHARDT 1929). Ein Receptaculum seminis findet sich bei *Anopheles*, *Simulium*, zwei bei *Mansonia*, *Phlebotomus*, *Dacus*, drei bei den allermeisten *Diptera*, vier bei *Helomyza* und *Seioptera*. Manchmal fehlen die Receptacula seminis vollkommen: *Psychoda alternata* SAY (KOCH 1929). Wenn drei Receptacula seminis vorhanden sind, können die Ductus receptaculi entweder getrennt münden oder die beiden linken vereinigen sich, der dritte bleibt selbständig oder vereinigt sich später mit dem gemeinsamen Gang der beiden linken Samenkapseln oder schließlich die drei Ausführungsgänge vereinigen sich an einer Stelle zu einem einzigen Gang (VON DER BRELJE 1924, STURTEVANT 1925). Die Samenkapseln besitzen fast durchwegs eine sehr kräftige, braun gefärbte Chitinintima, die von zahlreichen Drüsenkanälchen durchbohrt wird. Das Epithel ist drüsig. Eine Muskulatur scheint immer zu fehlen. Die Ductus receptaculi sind meist lang, oft gewunden und von einer Muskulatur umgeben, immer von sehr kräftigem Chitin ausgekleidet. Bei den *Dolichopodidae* besitzen jedoch die gesamten Receptacula seminis nur eine ganz dünne Chitinintima. Knapp hinter den Receptacula seminis mündet stets eine Anhangsdrüse, von zahlreichen Untersuchern als Parovarium bezeichnet; sie ist entweder vollkommen paarig oder die Ausführungsgänge vereinigen sich vor der Mündung oder schließlich ist die Drüse — wohl sekundär — unpaar. Immer kann man deutlich den Drüsenfollikel von dem engen, manchmal spiralig gewundenen und von kräftigem Chitin ausgekleidetem Ausführungsgang unterscheiden. Die Homologie dieser Drüsen ist

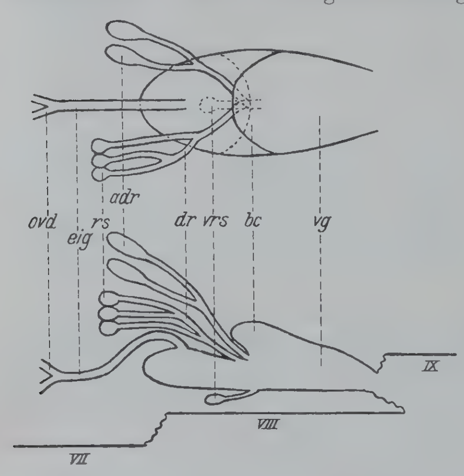


Abb. 80. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Diptera*. *VII*, *VIII*, *IX* 7., 8., 9. Sternit, *adr* Anhangsdrüsen, *bc* Bursa copulatrix, *dr* Ductus receptaculi, *eig* Eiergang, *ovd* Ovidukte, *rs* Receptaculum seminis, *vg* Vagina, *vrs* ventrales Receptaculum seminis.

noch nicht geklärt. Es kann sich entweder um Receptaculardrüsen handeln, die selbständig neben den Receptacula seminis ausmünden, dafür spräche die enge räumliche Beziehung der Mündungen. Zweitens können sie den Anhangsdrüsen der *Lepidoptera*, *Hymenoptera*, *Blattariae* usw. homolog sein, wie es allgemein die Ansicht der Untersucher ist. Dagegen spricht aber vor allem ihre Lage weit vorn im 8. Segment und die Ausmündung innerhalb dieses Segmentes, während die Anhangsdrüsen stets viel weiter hinten liegen und in zahlreichen Fällen auch ihre Entstehung aus dem 9. Segment bereits nachgewiesen ist. Drittens wäre es auch möglich und dies scheint mir fast am wahrscheinlichsten, daß diese Drüsen keinerlei Beziehungen zu Drüsen anderer Insekten hätten. Eine sichere Entscheidung ist augenblicklich noch nicht möglich. Ferner findet sich bei *Dixa* noch ein Drüsenpaar, das in die Intersegmentalfurche zwischen dem 8. und 9. Segment mündet. Bei manchen *Diptera* (*Phytomyza*, MIALL u. TAYLOR 1907; *Drosophila*, NONIDEZ 1920; *Chloropidae, Botanobiidae, Agromyzidae*, STURTEVANT 1925) findet sich noch ein sogenanntes ventrales Receptaculum seminis. Dieses ist eine ventrale Ausstülpung der Vagina gegenüber der Mündung der dorsalen Receptacula seminis, eingebettet in die ventrale Muskulatur der Vagina. Es ist bald eine kurze und weite, von dickem Chitin ausgekleidete Tasche (*Phytomyza*), bald ein langer, vielfach verschlungener, feiner Schlauch (*Drosophila*). Wenn ein ventrales Receptaculum seminis vorhanden ist, zeigen die dorsalen manchmal Reduktionserscheinungen. Es handelt sich bei dieser Bildung jedenfalls nicht um ein primäres Receptaculum seminis, sondern um eine als Bursa copulatrix zu bezeichnende Aussackung der Vagina, doch scheint sie in manchen Fällen tatsächlich die Aufgabe eines Receptaculum seminis übernommen zu haben und den Samen nicht nur vorübergehend, sondern bis zu seiner Verwendung bei der Befruchtung zu speichern.

Eine dorsale Bursa copulatrix findet sich bei verschiedenen *Diptera* (*Aëdes, Anopheles, Culex, Mochlonyx, Theobaldia*, STURTEVANT 1925, *Calliphora* BRÜEL 1897). Sie stellt eine dorsale Aussackung der Vagina knapp hinter der Mündung der Receptacula seminis dar. Bei *Calliphora erythrocephala* MEIG. ist sie ganz von Chitin erfüllt, in dem sich zwei Spalten finden, die zur Aufnahme gewisser Teile des männlichen Kopulationsorganes bei der Begattung dienen. Vorn ist diese Bursa copulatrix, von BRÜEL (1897) Chitinhügel genannt, von einer dorsalen Falte der Vagina kappenartig umhüllt. Diese Falte dient zugleich als Mündungspapille der Receptacula seminis und der Anhangsdrüsen, die an ihrem Rande ausmünden. Bei anderen Formen münden die Receptacula seminis dagegen direkt in die Bursa copulatrix (*Asilidae*, REICHARDT 1929).

Bei manchen Formen ist der Eiergang von der Vagina schärfer abgesetzt und mündet dann dorsal etwas hinter dem Vorderende derselben (*Calliphora*, BRÜEL 1897, *Asilidae*, REICHARDT 1929). Bei *Calliphora erythrocephala* MEIG. ist außerdem das Epithel des Eiergangs im mittleren Teile drüsig und er verliert vor der Mündung in die Vagina die Muskulatur und besitzt ein dorsales und ein ventrales Divertikel, deren Bedeutung noch unbekannt ist. Nach BERLESE (1909) finden sich manchmal seitlich an der Vagina zwei blasenförmige Ausstülpungen, deren Funktion ebenfalls unbekannt ist.

Bei den viviparen *Diptera* dient die Vagina als Aufenthaltsort für das sich entwickelnde Ei, sowie für die junge Larve und kann daher als Uterus bezeichnet werden. Dieser Ausdruck wird oftmals auch sonst bei normalen eierlegenden Diptera und in anderen Insektenordnungen für den Eiergang oder für die Vagina (manchmal auch für beides) verwandt, sollte aber dort, weil ganz unrichtig und irreführend, unbedingt vermieden werden. Auch der Ausdruck Brutraum wird des öfteren dafür verwendet. Die Vagina stellt in diesen Fällen einen großen und

weiten Sack dar (*Mesembrina meridiana* L., *Melophagus ovinus* L.), der spiralig aufgerollt sein kann (*Echinomyia grossa* L.). Manchmal ist ein besonderer Brutsack vorhanden, der eine weite, blasige, ventrale Ausstülpung der Vagina darstellt (*Sarcophaga carnaria* L.). Receptacula seminis, meist in der Dreizahl, und Anhangsdrüsen sind immer vorhanden. Diese produzieren dann häufig ein Sekret, das zur Ernährung der Larven im Uterus dient (HOLMGREEN 1904, DEEGENER 1928).

Am Abdomen der *Diptera* lassen sich 9—10 Segmente nachweisen, doch sind die letzten Segmente in verschiedener Zahl in das Abdomen eingezogen und daher äußerlich nicht sichtbar. Diese bilden die Legeröhre. In zahlreichen Fällen ist das letzte sichtbare Segment das 7. (*Drosophila*, UNWIN 1907, *Machimus*, REICHARDT 1929) oder das 6. (*Laphria*, REICHARDT 1929) oder das 5. (*Musca domestica* L., WESCHÉ 1906, *Calliphora erythrocephala* MEIG., BRÜEL 1897). Die die Legeröhre (Ovipositor) bildenden Segmente haben entweder die normale Segmentform oder aber die Chitinisierung der Sternite und Tergite tritt immer mehr zurück, bis schließlich nur mehr einzelne Chitinspangen vorhanden bleiben, wie z. B. bei *Musca domestica* L., wo die Segmente 6—8 zusammen 10 Chitinlängsspangen und außerdem eine große Anzahl von Borsten tragenden Querstücken an den Hinterrändern der Segmente besitzen (WESCHÉ 1906). Das letzte erhaltene Segment (9. oder 10.) trägt an der Spitze meist zwei tasterförmige Anhänge, die vielleicht den Cerci entsprechen. Das die Legeröhre umhüllende Segment verwächst manchmal zu einer einheitlichen Röhre (*Phytomyza*, MIALL u. TAYLOR 1907). Wenn übrigens die Abbildungen von MIALL u. TAYLOR (1907) von der Legeröhre von *Phytomyza* richtig sind, dann muß ihre Segmentzählung falsch sein. Denn der Teil der vorgestülpten Legeröhre, den sie als 8. Segment ansprechen, ist nach ihrer Abbildung der retrahierten Legeröhre vollkommen umgestülpt, so daß die nach außen gerichteten Zähnchen jetzt nach innen gerichtet sind, es kann sich daher niemals um ein Segment, sondern nur um eine Intersegmentalfalte handeln. Ob aber ihre Zeichnung der retrahierten Legeröhre falsch ist, oder ihre Segmentzählung, läßt sich erst durch eine Nachuntersuchung klären. Einen besonderen Hilfsapparat zur Eiablage besitzen die *Tipulidae* (WESCHÉ 1906, BERLESE 1909). Bei ihnen sind alle 10 Segmente äußerlich sichtbar, eine Legeröhre fehlt vollkommen. Das 8. Sternit ist jedoch schuppenartig nach hinten vorgezogen und dient so als Führungsrinne für die Eier. An der Spitze ist es etwas gespalten und diese Teile homologisiert BERLESE (1909) mit den Styli, was sicherlich ganz falsch ist. Gonapophysen und Styli fehlen vollkommen.

5. *Suctoria* (Abb. 81).

Der einzige, der den weiblichen Geschlechtsapparat der *Suctoria* untersuchte, war LANDOIS (1867), und zwar studierte er den Hundefloh (*Pulex magnus* DUGÉS). Die beiden kurzen Ovidukte vereinigen sich zu einem S-förmig gekrümmten Eiergang, der sich ohne scharfe Grenze in die Vagina fortsetzt. Eiergang wie Vagina sind von einer kräftigen Muskulatur umhüllt. Auf der Dorsalseite der Vagina kurz vor ihrer Mündung öffnet sich der Ductus receptaculi. Dieser ist hinten ein mäßig weiter, in der Mitte etwas angeschwollener, vorn blind endender Gang. Kurz vor seinem Ende mündet ein feiner Gang, der sich bald in zwei ebenso feine Kanäle spaltet. Der eine endet blind, der andere mündet in ein kugeliges Receptaculum seminis, das einen mächtigen dicken hornförmig gekrümmten Fortsatz trägt. Die gesamte Samenkapsel ist von einer sehr kräftigen Chitinintima ausgekleidet. Der vordere Teil der beiden Kanäle ist von dicken Drüsenpolstern umgeben, die ihr Sekret in die Kanäle absondern. LANDOIS (1867) hält sie für Kittdrüsen, doch sind sie ohne Zweifel den Receptaculardrüsen anderer In-

sekten homolog. Die besonderen Bildungen am Ductus receptaculi sind sicher sekundärer Natur und dürften sich auch nicht bei sämtlichen *Suctoria* finden. WAGNER (1903) fand bei *Hystrichopsylla* zwei Receptacula seminis, indem der zweite bei *Pulex magnus* DUGÉS blind endende Kanal ebenfalls in eine Samenkapsel mündet. Diese sind genau so wie bei *Pulex magnus* DUGÉS gebaut, bloß konnte WAGNER (1903) noch einen Muskel feststellen, der sich zwischen der Spitze des hornartig gekrümmten Teiles der Samenkapsel und dem kugeligen Abschnitt ausspannt und als Kompressionsmuskel bezeichnet werden muß. Dieser Muskel ist sicherlich auch bei *Pulex magnus* DUGÉS vorhanden und nur von LANDOIS (1867) übersehen worden. Außerdem wird nach WAGNER (1903) das Sekret der Drüsenpolster in den kugeligen Abschnitt der Receptacula seminis abgesondert, in dessen kräftiger Chitinintima sich zahlreiche Drüsenkanälchen finden. Die Übereinstimmung im Bau mit den hakenförmigen Samenkapseln zahlreicher *Coleoptera*, bei denen die allerdings stärker abgesetzte und mit einem Ausführungsgang versehene Receptaculardrüse ebenfalls häufig in eine basale Auftreibung der Samenkapsel mündet, ist eine überraschend große.

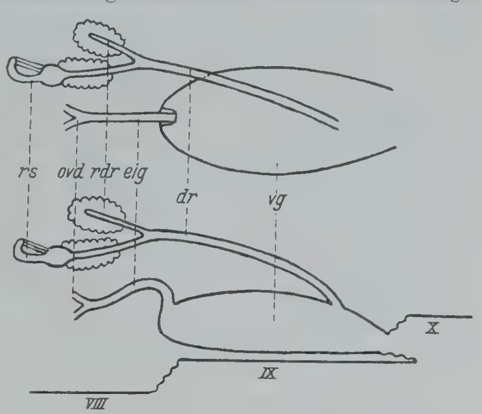


Abb. 81. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Suctoria*. *VIII*, *IX*, *X* 8., 9., 10. Sternit, *dr* Ductus receptaculi, *eig* Eiergang, *ovd* Ovidukte, *rdr* Receptaculardrüsen, *rs* Receptaculum seminis, *vg* Vagina.

Über die Lage der Geschlechtsöffnung bin ich mir auf Grund der vorliegenden Literatur nicht ganz klar geworden. Nach der Beschreibung und den Abbildungen, die LANDOIS (1867) gibt, scheint die Geschlechtsöffnung hinter dem 9. Segment zu liegen, flankiert von den beiden Hälften des median vollkommen gespaltenen 9. Sternites. Die gleiche Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung gibt auch IMMS (1925) an. Außerdem ist noch ein kleines 10. Segment vorhanden, an dem zwei kleine Zapfen sitzen, die vielleicht den Cerci homolog sind. Styli und Gonapophysen fehlen vollkommen. Auch hier zeigt sich große Ähnlichkeit mit den *Coleoptera*, sowohl in der Lage der Geschlechtsöffnung als auch im Bau des 9. Sternites.

K. Hemiptera.

1. Heteroptera (Abb. 82).

Die meist sehr kurzen Ovidukte vereinigen sich zum Eiergang, der manchmal in der Mitte blasenartig aufgetrieben erscheint (*Pyrrhocoris apterus* L., MAYER 1874, 1875) und hinten ohne scharfe Grenze in die Vagina übergeht. Eiergang und Vagina sind häufig von einer kräftigen Muskulatur umhüllt, die innen aus Längs-, außen aus Ringfasern besteht. Das Vorderende der Vagina ist über der Mündung des Eierganges meist in eine Tasche ausgezogen, die man als Bursa copulatrix bezeichnen kann. In ihr Vorderende mündet der Ductus receptaculi. Seitlich öffnen sich in die Vagina nahe ihrer Mündung hinter dem 8. Sternit zwei verschiedentlich gestaltete Anhangsdrüsen. Andere Drüsen münden in die Intersegmentalfalte zwischen 8. und 9. Sternit, doch ist oft nur eines der beiden Drüsenpaare entwickelt, was zu Verwechslungen Anlaß bot.

Bei *Lygaeus equestris* L., *Pyrrhocoris apterus* L. und verwandten Formen ist der Ductus receptaculi lang, oft spiralig gekrümmt, von einer kräftigen Chitincuticula ausgekleidet und mit drüsigem Epithel versehen. Unter Einschaltung eines sogenannten Zwischenstückes, das stets von einer sehr kräftigen Chitinintima ausgekleidet ist, mündet er in die Samenkapsel. Diese ist bald kugelig, bald etwas in die Länge gestreckt und innen von einer sehr kräftigen Chitinmembran bedeckt, durch die zahlreiche Drüsenkanälchen münden. Das Epithel der Samenkapsel ist vor allem in der vorderen Hälfte drüsig. Eine Receptaculardrüse fehlt. Das Zwischenstück stellt nichts weiter als den etwas modifizierten vordersten Abschnitt des Ductus receptaculi dar. Bei *Pyrrhocoris apterus* L. ist nach Ludwig (1926) das Zwischenstück etwas in das Receptaculum seminis eingestülpt, so daß dieses eine pilzhutartige Form erhält. Am anderen Ende des Zwischenstückes findet sich eine Chitinlamelle von glockenartiger Gestalt, durch deren Mitte der Ductus receptaculi durchtritt. Zwischen dem Rande dieser Lamelle und dem äußeren Umfang der Samenkapsel sind Muskelfasern ausgespannt. Bei *Lygaeus equestris* L. ist das Zwischenstück korkzieherartig gewunden und es findet sich ebenfalls Längsmuskulatur. Bei *Graphosoma lineatum* L. ist die Samenkapsel und das Zwischenstück ähnlich wie bei *Pyrrhocoris apterus* L., gebaut, im Ductus receptaculi hat jedoch nach Berlese (1898, 1899, aus Handhirsch 1900) eine besondere Differenzierung stattgefunden. Er ist bald hinter dem Zwischenstück zu einer mächtigen Blase aufgetrieben, der Ductus receptaculi mündet jedoch nicht direkt hinein, sondern ist in eine lange enge Röhre ausgezogen, die die gesamte Blase durchzieht und sogar noch ein Stück in den kurzen Ausführungsgang hineinragt. Dadurch ist eine direkte Verbindung zwischen Samenkapsel und Vagina, unter Ausschaltung dieser Blase geschaffen. Die Blase hat nach Berlese die Aufgabe, überschüssige Spermamengen samt dem Sekret der männlichen Anhangsdrüsen aufzunehmen. Hier wird das Sperma in dem Sekret zersetzt, von dem Epithel der Wandung aufgenommen und dient zur Ernährung des Weibchens. Die Chitinintima in der Blase ist nur dünn, während sie in den übrigen Teilen des Receptaculum seminis sehr kräftig ist.

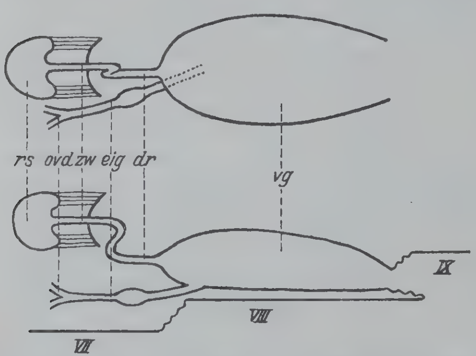


Abb. 82. Schemata des weiblichen Geschlechtsapparates der *Heteroptera*. *VII*, *VIII*, *IX* 7., 8., 9. Sternit, *dr* Ductus receptaculi, *eig* Eiergang, *rs* Receptaculum seminis, *vg* Vagina, *zw* Zwischenstück des Ductus receptaculi.

Eine ganz entsprechende Aufgabe hat das Ribagasche Organ von *Cimex lectularius* L. Es besteht aus einer unsymmetrisch gelagerten, rechtsseitig gelegenen Einstülpung im Bereiche der Intersegmentalfalte zwischen 5. und 6. Sternit, die mit dem übrigen Geschlechtsapparat in keinerlei Verbindung steht. In diese Tasche wird das Sperma bei der Kopulation übertragen und wandert nun durch die Körperhöhle in die sogenannten Receptacula seminis. Aber nur ein Teil des Samens tritt diese Wanderung an, der Rest wird im Ribagaschen Organ verdaut und dient zur Ernährung des weiblichen Tieres (Weber 1930).

Außerdem läßt sich bei *Cimex lectularius* L. der Eiergang von der Vagina nicht mehr abgrenzen und es fehlt das Receptaculum seminis. Seine Aufgabe übernehmen zwei seitliche, blasenförmige Ausstülpungen der Vagina, die vielleicht den Anhangsdrüsen entsprechen könnten (Landois 1868, 1869).

Nach Imms (1925) liegt das Receptaculum seminis der *Heteroptera* manchmal ventral, was mir sehr unwahrscheinlich vorkommt, und es können auch drei Anhangsdrüsen auftreten.

Das 7. Sternit des weiblichen Abdomens ist meist mächtig entwickelt und deckt die folgenden beiden Sternite von der Ventralseite. Manchmal ist es median tief gespalten (*Lygaeus*, Ludwig 1926). Das 8. Sternit ist meist klein und vollständig in zwei Hälften geteilt. Das 9. Sternit ist ebenfalls klein, manchmal einheitlich, manchmal gespalten. Es sind drei Paare von Gonapophysen vorhanden, vollkommen homolog den Gonapophysen der *Orthoptera*, *Hymenoptera* usw., von denen das vordere zum 8., das innere und äußere zum 9. Sternit gehören. Die äußeren Gonapophysen sind meist schwer als solche zu erkennen, da sie plattenförmig sind und an der Bildung des Legesäbels in keiner Weise teilnehmen. Verhoeff (1893 a) bezeichnet sie als Styloide, was er unter den Pseudostyli versteht, die er bei manchen Formen beschreibt, vermag ich nicht sicher zu sagen, vermutlich handelt es sich um abgegliederte Teile des 9. Sternites. Bei voller Entwicklung der übrigen Gonapophysen legen sich diese zu einem Legesäbel zusammen, der in einer medianen Rinne des Abdomens mehr minder verborgen ist. Die Gonapophysen sind durch Spangen (Fibulae) mit ihren Sterniten verbunden und können an der Spitze gezähnt sein. Bei den meisten *Heteroptera* tritt jedoch eine allmählich immer weiter schreitende Reduktion der Gonapophysen ein, die sich schließlich gar nicht mehr zu einem Legesäbel zusammenlegen oder sogar fast ganz verschwinden können. Auch zu Verwachsungen der vorderen oder hinteren Gonapophysen untereinander kann es kommen (Verhoeff 1893 a, Berlese 1909, Ludwig 1926). Berlese (1909) hat den Legesäbel von *Notonecta* ganz verkannt und gibt fälschlich an, daß er nur aus zwei Fortsätzen des 8. Sternites bestünde. Andererseits setzt er den Legesäbel von *Nepa* und *Renatra* dem der *Orthoptera*, *Hymenoptera* usw., sowie auch von *Notonecta* in scharfen Gegensatz, indem er für diesen eine besondere Kategorie der Geschlechtsbewehrung schafft, die er als Coda bezeichnet. Was für Gründe ihn dazu veranlaßten, ist aus dem Text nicht zu ersehen, zumal er die Gonapophysen ganz richtig beschreibt.

2. *Homoptera* (Abb. 83).

Die Geschlechtsöffnung liegt bei sämtlichen *Homoptera* hinter dem 8. Sternit. Die beiden Ovidukte vereinigen sich zu einem unpaaren Eiergang, der von der Vagina häufig nur unscharf abgesetzt ist. Gelegentlich ist der ganze Geschlechtsapparat unpaar (*Phylloxera*, *Schizoneura*). Bei den *Cicadariae* mündet in den Anfangsteil der Vagina dorsal eine ziemlich große, gestielte Blase, die von den meisten Autoren als Bursa copulatrix bezeichnet wird. Es dürfte sich dabei aber wohl um das Receptaculum seminis handeln. Es ist häufig von einer kräftigen Muskulatur umhüllt. Der Teil des unpaaren Geschlechtsausführganges knapp vor und um die Mündung des Ductus receptaculi ist bei den *Cicadariae* oft etwas erweitert, mit faltiger Wandung und wird allgemein als Vestibulum bezeichnet. Es ist nichts weiter als der vorderste Abschnitt der Vagina. Bei *Cicada orni* L. münden nach Doyère (1837, aus Holmgreen 1899) an der Vereinigungsstelle der Ovidukte zum Eiergang zwei lange, schlauchförmige Drüsen, die Holmgreen (1899) bei den von ihm untersuchten Formen (aus den Überfamilien *Fulgorellae*, *Aphrophoroideae* und *Jassoidea*) nicht finden konnte. Dagegen ist bei diesen Formen der Eiergang in der Mitte oder gegen das Ende blasig angeschwollen und von einem Drüsenepithel ausgekleidet. Diese Bildung wird von Holmgreen (1899) als Ovidukto-Vestibulardrüse bezeichnet und hat vermutlich die gleiche Aufgabe wie die beiden Drüsenschläuche bei *Cicada orni* L. Bei dieser Form hat außerdem Doyère (1837, aus Holmgreen 1899) noch drei Drüsen beschrieben, zwei

laterale, lang fadenförmige mit proximalem Reservoir, die hinter dem Ductus receptaculi in die Vagina münden sollen, und eine mächtige dorsale Drüse, die sich ebenfalls in die Vagina öffnen soll. HOLMGREEN (1899) findet diese Drüsen auch, doch sollen sie nach ihm nicht in die Vagina, sondern in der Anusgegend ausmünden. Da nicht einmal die Lage der Mündungen dieser Drüsen feststeht, ist es müßig, sich über den morphologischen Wert derselben irgendwelche Gedanken zu machen. Bei *Fulgora* münden nach BUGNION (1920) die beiden Anhangsdrüsen mit unpaarem Ausführungsgang nach außen. Bei den übrigen *Homoptera* (*Psyllina, Aleurodina, Aphidina, Coccidae*) läßt sich Eiergang und Vagina nicht mehr unterscheiden. Bei den *Psyllina* münden nach WITLACZIL (1885a) in den Eiergang vorn zwei eng nebeneinander sich öffnende Anhangsdrüsen und bald darauf der Ductus receptaculi, der meist allmählich in die ziemlich geräumige Samenkapsel übergeht. Knapp dahinter mündet bei *Psyllopsis* ein kleineres, ähnlich geformtes, scheinbar drüsiges Organ. Endlich findet sich noch eine kugelige Drüse mit allmählich sich verengendem Ausführungsgang, die sich zwischen den

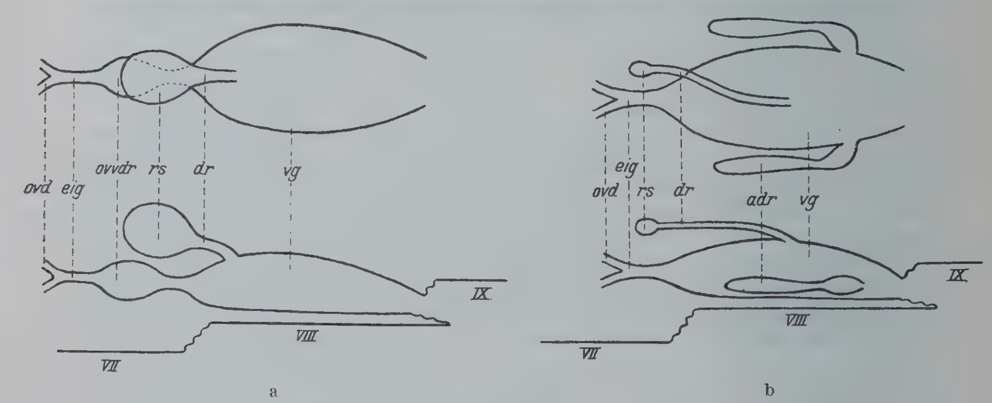


Abb. 83. Schemata des weiblichen Geschlechtsapparates der *Homoptera*. a *Cicadariae*, b *Aphidina*. *VII, VIII, IX* 7., 8., 9. Sternit, *adr* Anhangsdrüsen, *dr* Ductus receptaculi, *eig* Eiergang, *ovd* Ovidukte, *ovvdr* Ovidukto-Vestibulardrüse, *rs* Receptaculum seminis, *vg* Vagina.

Gonapophysen in die Intersegmentalfurche hinter dem 8. Sternit öffnet. Bei ganz jungen Individuen ist diese Drüse leer und zusammengefaltet. Das Receptaculum seminis ist von einer dicken Chitinintima ausgekleidet, die in der Samenkapsel von zahlreichen Drüsenkanälchen durchbohrt wird. Das Epithel der Samenkapsel ist drüsig. Bei *Psyllopsis* konnte WITLACZIL (1885a) diese Struktur nicht feststellen. Vielleicht vertritt ihre Aufgabe die oben bei dieser Art beschriebene Drüse. Eileiter und Eiergang sind von einer kräftigen Muskulatur umhüllt. Nach WEBER (1930) findet sich bei manchen *Psyllina* und *Aleurodina* nur eine unpaare Anhangsdrüse oder es sind deren drei vorhanden. Bei den viviparen Weibchen der *Aphidina* ist lediglich ein unpaarer Eiergang ohne jegliche Anhangsorgane entwickelt. Bei den oviparen Weibchen findet sich außerdem noch ein dorsales Receptaculum seminis, ausnahmsweise auch in der Zweizahl (IMMS 1925) oder ventral gelegen (BERLESE 1909, IMMS 1925) und zwei Anhangsdrüsen mit basalen Sammelblasen (WITLACZIL 1881, 1884, BERLESE 1909, IMMS 1925, DEEGENER 1928). Der weibliche Geschlechtsapparat der *Coccidae* ist ganz entsprechend gebaut. *Dactylopius* hat drei ungestielte Anhangsdrüsen, eine ventral, zwei lateral, bei *Lecanium* sitzen außerdem an der Gabelungsstelle der Ovidukte zwei taschenförmige Drüsen. Bei manchen *Coccidae* kommen vier Anhangsdrüsen

vor, in der Unterfamilie *Diaspidinae* dagegen fehlen die Anhangsdrüsen vollständig (Berlese 1909). Bei manchen viviparen Arten fehlt das Receptaculum seminis, jedoch nicht bei allen.

Das 9. Sternit der *Cicadariae* ist klein und immer in zwei Hälften geteilt. Das 9. Tergit ist groß, manchmal ebenfalls zweiteilig und reicht seitlich sehr weit auf die Ventralseite. Dazwischen liegt in der Ruhe der Legesäbel verborgen. Dieser besteht aus drei Paaren stets wohlentwickelter Gonapophysen, von denen das eine vordere Paar zum 8. Sternit, die beiden anderen Paare zum 9. Sternit gehören. Die inneren Gonapophysen, nicht wie Berlese (1909) angibt, die äußeren, sind häufig (vielleicht immer?) zu einem unpaaren Stück verwachsen, an dem man aber oft noch Anzeichen der ursprünglichen Paarigkeit zu erkennen vermag. Ein Kalilaugepräparat eines Abdomens von *Centrotus cornutus* L. klärte mich ohne Schwierigkeiten darüber auf (Abb. 84). Die vorderen Gonapophysen sind etwa schwertförmig, die äußeren schmal blattförmig, ziemlich weichhäutig, nur am Ventralrand sind sie in einem Streifen sehr kräftig chitinisiert und zeigen

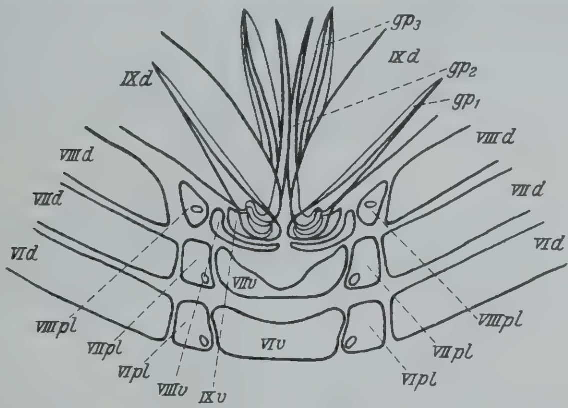


Abb. 84. Ventralansicht des Abdomenendes einer weiblichen Imago von *Centrotus cornutus* L. (dorsal aufgeschnitten). *VId*, *VIId*, *VIIId*, *IXd* 6., 7., 8., 9. Tergit, *VIv*, *VIIv*, *VIIIv* 6., 7., 8. Sternit, *VIpl*, *VIIpl*, *VIIIpl* Pleuren des 6., 7., 8. Segmentes, gp_1 vordere Gonapophysen, gp_2 innere Gonapophysen, gp_3 äußere Gonapophysen. Vergr. 12×.

dort ganz das Aussehen des 9. Tergites. Diese beiden Streifen verdecken die vorderen und inneren Gonapophysen zwischen den Hälften des 9. Tergites gegen außen. Bei *Cicada plebeja* Scop. ist von den Hälften des 9. Tergites noch je ein terminaler, tasterförmiger Abschnitt abgegliedert, der von Berlese (1909) als Stylus gedeutet wird. Da die Styli aber immer an der Spitze der äußeren Gonapophysen zu sitzen scheinen, wenn solche vorhanden sind, dürfte die Berlesesche Deutung falsch sein und es sich nur um eine Abgliederung des 9. Sternites handeln. Wohlentwickelt und ganz dem der *Cicadariae* entsprechend ist auch der Legesäbel der *Psyllina* (Witlaczil 1885a). Nach Handlirsch (1924) sollen hier Styli vorkommen, was ich aber bezweifle. Bei den *Aphidina* finden sich gelegentlich noch Rudimente der vorderen Gonapophysen, die anderen fehlen vollkommen. An den sehr reduzierten Weibchen der *Coccidae* lassen sich keinerlei Gonapophysen mehr nachweisen (Handlirsch 1924).

XI. Zum System und zur Phylogenie der Insekten.

Es ist sicherlich verfehlt, auf Grund von Untersuchungen an einem einzelnen Organsystem ein phylogenetisches System aufstellen zu wollen.

Dagegen bieten solche Untersuchungen einen ausgezeichneten Prüfstein für ein auf allgemeinerer Grundlage aufgestelltes System. Vor allem werden Widersprüche Anlaß sein müssen zu einer eingehenden Revision des betreffenden Teiles.

Das neueste, eingehendste und, wie ich im folgenden zeigen werde, auch durch meine Untersuchungen weitgehend gestützte System ist das von HANDLIRSCH in seinem Werke „Fossile Insekten" (1906—08) aufgestellte und eingehend begründete, das der gleiche Autor auch mit geringfügigen Änderungen in SCHRÖDERS „Handbuch der Entomologie" (1924) und in KÜKENTHALS „Handbuch der Zoologie" (1926) übernommen hat. Im folgenden will ich der Reihe nach die einzelnen Ordnungen bzw. Überordnungen dieses Systems durchgehen und die Bemerkungen beifügen, die sich aus dem Studium der weiblichen Geschlechtsausführgänge und Geschlechtsanhänge ergeben. Ich werde dabei mit den *Pterygogenea* beginnen und die *Apterygogenea*, obwohl sie auch HANDLIRSCH an den Anfang des Systems stellt, am Schlusse nur anhangsweise besprechen, da die Kenntnis des Geschlechtsapparates gerade dieser Formen noch eine sehr mangelhafte ist.

Überordnung: *Ephemeroidea*, Ordnung: *Ephemerida*.

Charakteristisch für die *Ephemerida* ist die vollkommene Paarigkeit der Geschlechtsausführwege, die getrennt nebeneinander in der Intersegmentalfurche zwischen 7. und 8. Segment ausmünden, also in jeder Hinsicht ein überaus primitives Verhalten zeigen. Gelegentlich kommt es zu Differenzierungen der Intersegmentalfurche, die einen unpaaren Endteil der Ovidukte vortäuschen können, diesen jedoch nicht angehören, sowie zu Bildungen, die als Receptacula seminis und Bursae copulatrices bezeichnet werden, mit den gleichnamigen Gebilden anderer Insekten ihrer anderen Entstehung wegen aber nichts zu tun haben. Gonapophysen fehlen.

Überordnung: *Libelluloidea*, Ordnung: *Odonata*.
Überordnung und Ordnung: *Perlariae*.
Überordnung und Ordnung: *Embiodea*.

Diese drei Gruppen zeigen im weiblichen Geschlechtsapparat keine wesentlichen Unterschiede, wenigstens soweit es die zum Teil noch recht mangelhafte Kenntnis desselben zu beurteilen gestattet. Es ist immer ein unpaarer Endabschnitt, die Vagina, vorhanden, die zwischen 8. und 9. Sternit ausmündet. In wenigen Ausnahmefällen ist die Geschlechtsöffnung sekundär etwas auf das vorhergehende oder nachfolgende Sternit verschoben. Anhangsorgane der Vagina sind immer vorhanden, von sehr verschiedener Gestalt und Lage und innerhalb der einzelnen Überord-

nungen keineswegs einheitlich ausgebildet. Bei den *Odonata* sind drei Paare von Gonapophysen vorhanden, die verschiedentliche Reduktionen erleiden können, bei den *Perlariae* und *Embiodea* fehlen sie vollständig.

Überordnung: *Orthoptera*.

Die hierher gehörigen Ordnungen sind dadurch ausgezeichnet, daß die unpaare weibliche Geschlechtsöffnung zwischen 8. und 9. Sternit gelegen ist. Gonapophysen sind immer vorhanden, meist in drei Paaren, die jedoch bis zum völligen Verschwinden rückgebildet sein können, wie bei den meisten *Dermaptera* und manchen *Thysanoptera*. Sie liegen frei, nur ausnahmsweise können sie vom 8. (manche *Phasmida*), niemals aber vom 7. Sternit mehr minder verdeckt sein. Die *Thysanoptera* scheinen jedoch primär nur zwei Paare von Gonapophysen zu besitzen, die äußeren sind auch in Resten nie nachgewiesen worden. Das 7. Sternit ist niemals schuppenförmig nach hinten verlängert, es kommt daher nie zur Bildung eines Genitalraumes wie bei den *Blattaeformia*.

Ordnung: *Saltatoria*.

Gonapophysen meist wohl entwickelt und in drei Paaren auftretend, nur bei starker Reduktion kann ein Paar völlig verschwinden. Vagina mit verschiedenen Anhängen, eine Bursa copulatrix fehlt fast immer oder stellt doch nur ein kleines Divertikel dar.

Ordnung: *Phasmida*.

Gonapophysen klein, oft vom 8. Sternit größtenteils verdeckt. Eine Bursa copulatrix ist immer wohl entwickelt und stellt einen langen, flachen Sack dar, der über der Vagina gelegen ist und diese dorsal zum größten Teile deckt. Sie mündet entweder in die Vagina knapp vor ihrer Mündung oder getrennt knapp hinter ihr.

Ordnung: *Dermaptera*.

Bei primitiven *Dermaptera* finden sich noch Reste von Gonapophysen, während sie bei höheren Formen vollständig fehlen. Bei manchen Formen sind es offenbar Rudimente der vorderen und inneren, bei anderen der vorderen und äußeren Gonapophysen. Diese weitgehende Reduktion hängt vielleicht mit der Verlagerung der weiblichen Geschlechtsöffnung zusammen. Diese liegt nämlich im Gegensatz zu den anderen *Orthoptera* hinter dem 9. Sternit, hat also die gleiche Stellung wie im männlichen Geschlecht. Die entsprechende Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung der *Dermaptera* und *Coleoptera* darf jedoch nicht auf eine enge Beziehung der beiden Gruppen schließen lassen, sondern ist lediglich durch Konvergenz entstanden.

Ordnung: *Diploglossata.*

Die Stellung dieser Ordnung unter den *Saltatoria* läßt sich nach den Ergebnissen über den Bau der weiblichen Geschlechtsorgane wohl nicht weiter aufrecht erhalten, zumal auch Handlirsch sich nicht ganz sicher über die Stellung dieser Ordnung zu sein scheint. Die spärlichen Angaben, die Heymons (1912) über den weiblichen Geschlechtsapparat macht, lassen nicht den geringsten Zweifel übrig, daß er vollkommen mit dem der *Blattaeformia* übereinstimmt. Die Mündung des kurzen Eierganges zwischen 7. und 8. Sternit, die Verlängerung des 7. Sternites zu einer mächtigen Subgenitalplatte, die dorsal einen Raum abgrenzt, der dem Genitalraum der *Blattaeformia* vollkommen entspricht, weist die *Diploglossata* unbedingt unter die *Blattaeformia* und scheidet sie aus der Reihe der *Orthoptera* aus. Receptaculum seminis und Anhangsdrüsen, sowie die Gonapophysen fehlen vollkommen, offenbar hervorgerufen durch die parasitische Lebensweise, so daß daraus keinerlei Schlüsse gezogen werden können.

Ordnung: *Thysanoptera.*

Die *Thysanoptera* scheiden sich scharf in zwei im weiblichen Geschlechtsapparat ganz verschiedene Gruppen, 1. die *Phloeothripidae* (*Tubulifera*), deren weibliche Geschlechtsöffnung hinter dem 9. Sternit gelegen ist und denen Gonapophysen vollständig fehlen, und 2. die *Thripidae* (*Terebrantia*), bei denen die weibliche Geschlechtsöffnung hinter dem 8. Sternit liegt und die immer einen wohlentwickelten Legesäbel, aus zwei Gonapophysenpaaren bestehend, besitzen. Übergangsformen zwischen diesen beiden Gruppen sind meines Wissens bis jetzt nicht bekannt geworden. Diese weitgehenden Differenzen im Bau des weiblichen Geschlechtsapparates lassen, wenn an einer monophyletischen Entstehung sämtlicher *Thysanoptera* überhaupt festgehalten werden kann, da sich zwischen den beiden Familien auch sonst in der Anatomie wesentliche Unterschiede ergeben, nur den Schluß zu, daß sich bereits sehr früh in der stammesgeschichtlichen Entwicklung die Vorfahren der beiden Familien getrennt haben müssen, denn während die *Thripidae* im wesentlichen die Charaktere der übrigen *Orthoptera* aufweisen, stehen die *Phloeothripidae* weit ab und zeigen durch die andere Lage der Geschlechtsöffnung große Ähnlichkeit mit den *Dermaptera.* Ob es sich dabei wirklich um eine Verwandtschaft handelt oder nur um eine Konvergenzerscheinung, läßt sich heute, da wir über die Ontogenie des Geschlechtsapparates der *Phloeothripidae* nichts wissen, noch nicht entscheiden.

Überordnung: *Blattaeformia.*

Die hierher gehörigen Ordnungen sind durchwegs ausgezeichnet durch die Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung zwischen 7. und 8. Sternit

und durch die Verlängerung des 7. Sternites zu einer mächtigen Subgenitalplatte, die zwischen sich und der Ventralwand des Körpers einen Raum einschließt, der eine direkte Verlängerung des meist kurzen Eierganges darstellt und als Genitalraum bezeichnet wird. In der Dorsalwand dieses Genitalraumes sind die Reste des 8. und 9. Sternites eingelagert, er entspricht also einer excessiv entwickelten Intersegmentalfalte zwischen 7. und 8. Sternit und kann nicht mehr zum inneren Geschlechtsapparat gerechnet werden. Drei Paare von meist kleinen Gonapophysen, die im Genitalraum verborgen liegen und sich zu keinem Legesäbel mehr zusammenschließen, sind in der Regel vorhanden, doch können sie auch vollkommen reduziert sein. Das Receptaculum seminis und die Anhangsdrüsen sind meist vorhanden und münden bei den genauer untersuchten *Blattariae* und *Mantodea* unabhängig voneinander und vom Eiergang in der Dorsalwand des Genitalraumes, und zwar das Receptaculum seminis am 8., die Anhangsdrüsen am 9. Sternit.

Ordnung: *Blattariae.*
Ordnung: *Mantodea.*
Ordnung: *Isoptera.*

Diese drei Ordnungen stimmen im weiblichen Geschlechtsapparat weitgehend überein, der Bau entspricht ganz dem des für die *Blattaeformia* im allgemeinen angegebenen. Bei den *Isoptera* sind die Gonapophysen häufig völlig reduziert.

Ordnung: *Zoraptera.*
Ordnung: *Corrodentia.*

Von der ersten Ordnung ist der weibliche Geschlechtsapparat noch völlig unbekannt, von der zweiten ist unsere Kenntnis noch so lückenhaft, daß ich keine allgemeine Charakteristik davon geben kann.

Ordnung: *Mallophaga.*

Die Mündung des Eierganges liegt auch hier hinter dem 7. Sternit, ebenso die des Receptaculum seminis auf dem 8. Sternit. Anhangsdrüsen und Gonapophysen fehlen. Das 7. Sternit ist schuppenförmig ausgezogen und begrenzt ventral den wohlentwickelten Genitalraum. Der Eiergang ist langgestreckt, S-förmig gekrümmt und geht vorn in einen unpaaren (mesodermalen) Ovidukt über, der sich erst in die beiden Eileiter spaltet.

Ordnung: *Siphunculata.*

Der weibliche Geschlechtsapparat der *Siphunculata* zeigt keinerlei Ähnlichkeit mit dem der übrigen *Blattaeformia.* Ob dies lediglich eine Folge der parasitischen Lebensweise ist oder ob die *Siphunculata* tatsächlich nicht in so engem Zusammenhang mit den übrigen *Blattaeformia*

stehen als es HANDLIRSCH annimmt, läßt sich nach der nur ungenügenden Kenntnis des weiblichen Geschlechtsapparates einstweilen nicht entscheiden.

Überordnung: *Coleopteroidea*, Ordnung: *Coleoptera*.

Für diese Ordnung ist vor allem die Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung hinter dem 9. Sternit charakteristisch. Gonapophysen fehlen immer, dagegen ist das Abdomenende oft zu einer Legeröhre umgestaltet. Das 9. Sternit ist fast stets zweiteilig und trägt am Hinterrande meist zwei tasterartige Anhänge, die als Styli bezeichnet werden. Die Vagina ist immer wohlentwickelt, ihr Vorderende häufig zu einer Bursa copulatrix abgesetzt. Ein Eiergang ist vorhanden und nur in seltenen Fällen von der Vagina nicht scharf abgesetzt. Das Receptaculum seminis besitzt mit ganz wenigen Ausnahmen eine Receptaculardrüse, die sehr häufig an der Übergangsstelle der Samenkapsel in den Ductus receptaculi einmündet. Anhangsdrüsen fehlen vollständig, der Geschlechtsapparat der *Coleoptera* fällt daher unter den *Holometabola* durch seine Drüsenarmut auf.

Ordnung: *Strepsiptera*.

Der weibliche Geschlechtsapparat dieser Ordnung ist vermutlich infolge der parasitären Lebensweise weitgehend abgeändert und es ist bis heute noch nicht gelungen, ihn einwandfrei auf den anderer Insekten zurückzuführen. Ich habe ihn daher in den früheren Kapiteln nicht besprochen und gehe auch hier nicht auf ihn ein.

Überordnung und Ordnung: *Hymenoptera*.

Die weibliche Geschlechtsöffnung der *Hymenoptera* liegt zwischen 8. und 9. Sternit und ist von drei Paaren wohlentwickelter Gonapophysen umstellt, die sich zu einem langen Legebohrer oder bei den *Aculeata* zu einem in einer Höhlung des Abdomens verborgenen Stachel zusammenschließen. Zugleich bilden die letzten Segmente und besonders Sternite des Abdomens sich zu einem komplizierten Stütz- und Bewegungsapparat um. An der Basis der inneren Gonapophysen münden hintereinander zwei Drüsen aus, von denen die hintere aus paarigen Anlagen hervorgeht und den Anhangsdrüsen anderer Insektenordnungen homolog sein dürfte, hier aber eine besondere Umwandlung zum sogenannten Giftapparat eingegangen ist. Die vordere Drüse wird als alkalische Drüse bezeichnet, fehlt jedoch bei niederen *Hymenoptera* des öfteren. Eine einfache oder paarige Receptaculardrüse ist mit Ausnahme der primitivsten Formen immer vorhanden und stellt die direkte Fortsetzung des Ductus receptaculi dar, während die Samenkapsel an einem kleinen rechtwinklig abzweigenden Stiel sitzt.

Überordnung: *Neuropteroidea* (*Planipennia*).

Die weibliche Geschlechtsöffnung liegt hinter dem 8. Sternit, Gonapophysen fehlen vollständig, dagegen besteht die Tendenz zur Bildung einer Art Legeröhre, die jedoch nicht rückziehbar ist, durch Zusammenlegen der Sternithälften des 9. Segmentes, zu dem später auch das 8. Sternit hinzutritt.

Ordnung: *Megaloptera*.

Die *Megaloptera* besitzen noch eine ziemlich gestreckte Vagina, keine scharf abgesetzte Bursa copulatrix, kein unpaares Receptaculum seminis (die paarigen Receptacula seminis dürften Neubildungen sein), jedoch eine paarige, von hintenher einmündende Anhangsdrüse. Eine wohlausgebildete Legeröhre fehlt.

Ordnung: *Rhaphidides*.

Die Vagina ist ziemlich steil aufgerichtet, an der Spitze zu einer Bursa copulatrix abgesetzt. An ihrer Basis nahe beieinander münden Eiergang und Receptaculum seminis. Eine Anhangsdrüse fehlt. Eine sehr lange, aus den Sterniten des 8. und 9. Segmentes gebildete Legeröhre, die als die eine Mündung der Vagina dient, ist vorhanden. Eine zweite, sekundäre Kopulationsöffnung liegt vor dem 8. Sternit und ist durch einen besonderen Gang mit der Vagina verbunden.

Ordnung: *Neuroptera*.

Die Ausbildung der einzelnen Abschnitte des weiblichen Geschlechtsapparates schwankte bei den *Neuroptera* so stark, daß es schwer fällt, gemeinsame Merkmale herauszugreifen. Die Vagina ist ganz kurz und senkrecht aufgerichtet, Eiergang, Receptaculum seminis, Bursa copulatrix und eine meist unpaare Anhangsdrüse münden eng beisammen ein. Eine Legeröhre ist nicht deutlich entwickelt.

Überordnung: *Panorpoidea*.

Während die bisher besprochenen Überordnungen sich dadurch auszeichneten, daß die durch sie zusammengefaßten Ordnungen auch hinsichtlich des weiblichen Geschlechtsapparates weitgehend übereinstimmten und sich oft an Hand desselben scharf von benachbarten trennen ließen, ist dies bei den *Panorpoidea* nicht der Fall. Der Unterschied zwischen den *Diptera* einerseits und den übrigen Ordnungen andererseits (über die Stellung der *Suctoria* spreche ich weiter unten) ist ein so tiefgreifender, daß es vielleicht später einmal notwendig sein wird, für die *Diptera* eine besondere Überordnung zu schaffen. Übereinstimmend ist nur das Fehlen von Gonapophysen.

Ordnung: *Panorpatae.*
Ordnung: *Trichoptera.*
Ordnung: *Lepidoptera.*

Charakteristisch für diese drei Ordnungen ist das Vorhandensein von zwei Geschlechtsöffnungen, die aber, wie sich im folgenden zeigen wird, einander nicht durchwegs homolog sind. Sie liegen auf verschiedenen Segmenten, und zwar primär hinter dem 8. und 9. Sternit. Sekundär kommt es bei vielen *Lepidoptera* zu einer Verlagerung auf die Fläche des 8. bzw. 10. Sternites. Bei den *Trichoptera* ist die Lage der Geschlechtsöffnungen auf verschiedenen Segmenten noch nicht nachgewiesen, ich halte dies aber im Anklang an die Verhältnisse bei den beiden anderen Ordnungen für sehr wahrscheinlich. Ausnahmsweise fehlt bei niederen *Lepidoptera* die vordere Geschlechtsöffnung.

Aber auch bei diesen drei im Geschlechtsapparat offenbar sehr nahe verwandten Ordnungen fällt es schwer, die phylogenetischen Beziehungen klarzulegen. Bei den *Panorpatae* und *Trichoptera* mündet die Vagina hinter dem 8. Sternit. Der Ausführungsgang des Receptaculum seminis, an dem gelegentlich eine Receptaculardrüse entwickelt ist, spaltet sich in einiger Entfernung von der Samenkapsel in zwei Gänge, einen dorsalen, der hinter dem 9. Sternit mündet, und einen ventralen, der sich hinter dem 8. Sternit in nächster Nähe der Mündung der Vagina oder sogar in den Endabschnitt derselben öffnet. (Bei den *Trichoptera* sekundär unterbrochen.) Diesen muß man analog den Verhältnissen bei anderen Insekten als Ductus seminalis bezeichnen, jenen als Ductus receptaculi (Abb. 85a).

Um von diesem Bauplan die Verhältnisse bei den *Lepidoptera* und speziell bei den allgemein als am niedrigsten stehenden *Jugatae* mit einfacher Geschlechtsöffnung hinter dem 9. Sternit ableiten zu können, ist man gezwungen, zu einer ziemlich kühnen Hypothese zu greifen, die mir aber die einzig mögliche zu sein scheint, wenn man den Geschlechtsapparat der *Lepidoptera* von dem der *Panorpatae* ableiten und nicht eine getrennte Entstehung annehmen will. Man muß sich dann vorstellen, daß bei den Vorfahren der *Lepidoptera* die Vagina nicht mehr hinter dem 8. Sternit ausmündete, sondern daß sie sich in den Ductus seminalis fortsetzte und durch den Ductus bursae hinter dem 9. Sternit nach außen mündete, während die Verbindung mit der Außenwelt am 8. Segment vollkommen verloren ging (Abb. 85b). Die Vagina der *Lepidoptera* ist also nur in ihrem vorderen Teile dem gleichnamigen Abschnitt der *Panorpatae* homolog, ihr caudaler Teil entspricht dem Ductus seminalis und dem distalen Teile des Ductus receptaculi, wobei das Vestibulum der *Lepidoptera* genau der Stelle entspricht, wo bei den *Panorpatae* der Ductus seminalis sich mit dem Ductus receptaculi vereint. Ventral entwickelt

sich am Vestibulum noch ein zweiter, meist gestielter Sack, die Bursa copulatrix. So liegen die Verhältnisse bei den niedersten *Lepidoptera* (*Jugatae* usw., Abb. 85c). Für die weitere phylogenetische Entwicklung hat bereits PETERSEN (1900, aus IMMS 1925) ein Schema aufgestellt, dem ich mich im wesentlichen anschließe. Bei manchen *Psychidae* tritt die Vagina durch einen ganz kurzen Gang, der hinter dem 8. Sternit mündet, wieder mit der Außenwelt in Verbindung. In diesen Gang mündet von vorn die Bursa copulatrix (Abb. 85d). Diese Deutung der Verhältnisse erschwert das Verständnis für die weitere Entwicklung. Dagegen ist es, wenn man annimmt, daß der Bursastiel (primärer Ductus bursae) nahe seiner Mündung in die Vagina die Verbindung mit der Außenwelt eingeht, ohne Schwierigkeit verständlich, daß dadurch, daß die Verbindungswege der Bursa copulatrix einerseits mit der Außenwelt, andererseits mit der Vagina zu meist langen Gängen auswachsen, die Verhältnisse bei den meisten übrigen *Lepidoptera* zustande kommen (Abb. 85e). Die höch-

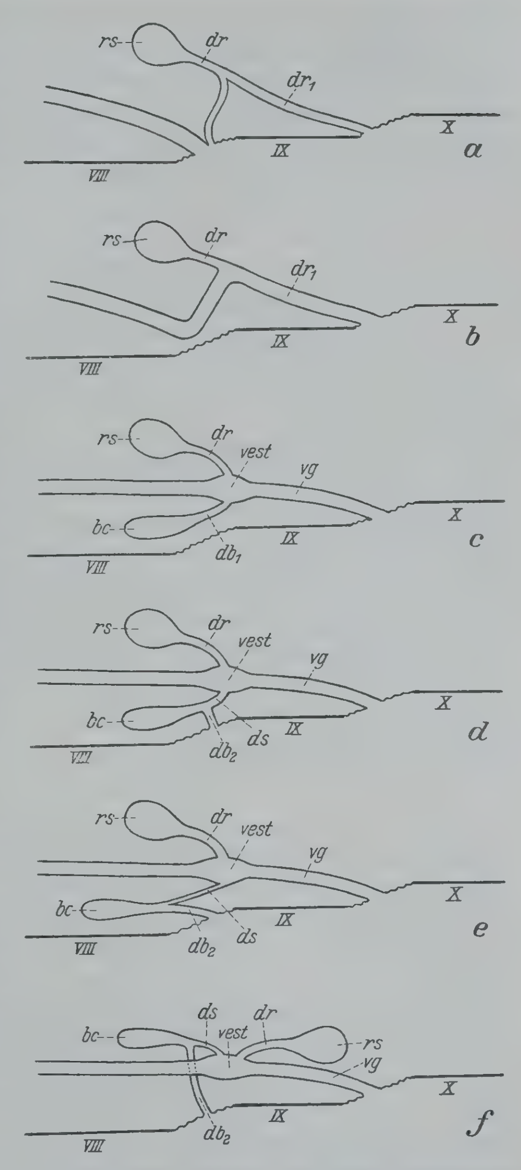


Abb. 85. Schemata zur Veranschaulichung der Weiterentwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates innerhalb der Überordn. *Panorpoidea*. a *Panorpatae*, b hypothetisch, c *Lepidoptera*, mit einer Geschlechtsöffnung, d, e, f *Lepidoptera* mit zwei Geschlechtsöffnungen. *bc* Bursa copulatrix, db_1 primärer Ductus bursae, db_2 sekundärer Ductus bursae, *dr* Ductus receptaculi, dr_1 Teil des Ductus receptaculi, der in die Vagina einbezogen wird, *ds* Ductus seminalis, *rs* Receptaculum seminis, *vest* Vestibulum, *vg* Vagina.

ste Entwicklungsstufe, die bei manchen *Macrolepidoptera* verwirklicht ist, besteht darin, daß die Bursa copulatrix auf die Dorsalseite der Vagina rückt und dorsal eng neben dem Ductus receptaculi in das Vestibulum mündet, wobei die beiden Öffnungen noch durch eine Rinne miteinander verbunden sein können (Abb. 85f). Der (sekundäre) Ductus bursae führt jetzt an der Vagina seitlich vorbei zu der dorsal gelegenen Bursa copulatrix. Er ist entstanden aus dem proximalen (an die Bursa copulatrix anschließenden) Teil des primären Ductus bursae — dieser Abschnitt kann auch fehlen — plus dem Gang, der aus der Verbindung des primären Ductus bursae mit der Außenwelt entstanden ist, während der Ductus seminalis nichts anderes darstellt als den in die Länge gezogenen distalen Teil des primären Ductus bursae. Der Ductus seminalis der *Lepidoptera* ist also nicht homolog dem der *Panorpatae* u. a.

Wie die Ontogenie zeigt, ist bei den *Lepidoptera* auch noch ein Abschnitt entwickelt, der der Genitaltasche der *Coleoptera* homolog ist, da er aus der Anlage des 9. Segmentes hervorgeht. Er stellt lediglich eine Verlängerung der Vagina dar und ist an der Imago nicht mehr von dieser zu unterscheiden. Seine Grenze liegt jedenfalls distal vom Vestibulum.

Eine Receptaculardrüse ist bei den *Lepidoptera* stets entwickelt.

Für sämtliche drei Ordnungen ist außerdem noch eine paarige, mit unpaarem Ausführungsgang hinter dem 9. Sternit, bzw. in den hintersten Abschnitt der Vagina mündende Anhangsdrüse charakteristisch, die nur in Ausnahmefällen fehlen kann.

Ordnung: *Diptera*.

Der Bau der weiblichen Geschlechtsorgane der *Diptera* weicht von dem der eben besprochenen Ordnungen vollkommen ab. Eine Vagina ist immer wohl entwickelt und vom Eiergang, wenn auch nicht scharf abgesetzt, so doch stets deutlich unterscheidbar. Eine Bursa copulatrix ist nur selten ausgebildet und stellt dann lediglich eine taschenartige Erweiterung der Vagina dar. Receptacula seminis sind meist in der Mehrzahl vorhanden, bis zu vier, meist drei. Sie sind fast immer klein, kugelig, mit scharf abgesetztem Stiel. Receptaculardrüsen fehlen stets, ebenso höchstwahrscheinlich Drüsen, die den Anhangsdrüsen der übrigen *Panorpoidea* homolog sind, dagegen findet sich ein Drüsenpaar — manchmal ist auch nur eine einzige Drüse vorhanden —, das unmittelbar hinter den Receptacula seminis, aber getrennt von diesen ausmündet. Es ist stets nur eine Geschlechtsöffnung vorhanden, die hinter dem 8. Sternit gelegen ist.

Ordnung: *Suctoria*.

Gegen die Einordnung der *Suctoria* unter die *Panorpoidea* ergeben sich aus dem Bau der weiblichen Geschlechtsorgane schwerwiegende

Argumente, die sämtlich dafür sprechen, daß die *Suctoria* in die nächste Nähe der *Coleoptera* gehören und am besten wohl in die Überordnung der *Coleopteroidea* eingereiht werden. Wenn der weibliche Geschlechtsapparat allein maßgebend wäre, bestünde sogar kein Hindernis, die *Suctoria* direkt unter die *Coleoptera* einzureihen. Für die Verwandtschaft mit den *Coleoptera* und gegen die mit den *Panorpoidea* sprechen:

1. Die einfache Geschlechtsöffnung hinter dem 9. Sternit.
2. Der Mangel einer Bursa copulatrix.
3. Der Mangel jeglicher Anhangsdrüsen.
4. Die hakenförmige Samenkapsel mit Kompressionsmuskel und die in die Basis der Samenkapsel mündende Receptaculardrüse.

In dem einzigen Falle, wo sich bei den *Panorpoidea* eine einfache Geschlechtsöffnung hinter dem 9. Sternit findet, bei niederen *Lepidoptera* ist der sonstige Bau des Geschlechtsapparates ein ganz anderer, kein abgesetzter Eiergang, eine Bursa copulatrix, Anhangsdrüsen, ein ganz anders gebautes Receptaculum seminis. Bei den *Diptera* hingegen, wo allein ein Eiergang unterscheidbar ist, hat die Geschlechtsöffnung eine ganz andere Lage und der Bau der Receptacula seminis ist ganz anders. Dagegen stimmen die *Suctoria* mit den *Coleoptera* in sämtlichen angeführten Punkten überein. Die einzigen Differenzen bestehen darin, daß manchmal zwei Samenkapseln vorhanden sind und daß die Receptaculardrüse nicht selbständig ist, sondern als Drüsenpolster dem Ductus receptaculi anliegt, wobei aber die Sekretabsonderung wie bei den *Coleoptera* in den basalen Teil der Samenkapsel erfolgen soll. Doppelte Samenkapseln kommen aber vereinzelt auch bei den *Coleoptera* vor: *Blaps mortisaga* L. (STEIN 1847).

Überordnung: *Hemiptera.*

Gemeinsam ist die Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung hinter dem 8. Sternit, sowie das Auftreten von drei Paaren von Gonapophysen, die aber gelegentlich einer vollkommenen Reduktion unterliegen können.

Ordnung: *Heteroptera.*

Charakteristisch für die *Heteroptera* ist das Auftreten eines sogenannten Zwischenstückes am Receptaculum seminis.

Ordnung: *Homoptera.*

Für die *Homoptera* lassen sich keine allgemeinen Merkmale des Geschlechtsapparates angeben, da die Reduktion der Anhangsorgane manchmal soweit fortschreitet, daß nur mehr die Ovidukte und die Vagina ausgebildet sind.

Apterygogenea.

Der weibliche Geschlechtsapparat der hierher gehörenden Formen ist meist überaus primitiv, gelegentlich noch vollkommen paarig (*Prot-*

apteron), sonst ist eine unpaare Vagina entwickelt, die hinter dem 8. Segment mündet. Anhangsorgane fehlen manchmal noch vollständig, doch können Anhangsdrüsen sowie ein Receptaculum seminis (auch als Bursa copulatrix gedeutet) ausgebildet sein. Bei den *Thysanura* sind zwei Paar von Gonapophysen entwickelt, ebenso finden sich wenigstens in der Geschlechtsregion Styli. Bei den übrigen Ordnungen fehlen Gonapophysen vollständig.

Die vorstehenden Ausführungen zeigen, daß der Bau des weiblichen Geschlechtsapparates das von Handlirsch (1906—08, 1924, 1926) aufgestellte System der Insekten weitgehend stützt. Nur in einigen wenigen Fällen, wo auch Handlirsch sich meist nicht entschieden ausgesprochen hat, sind Änderungen nötig oder doch wahrscheinlich geworden. So in der Einordnung der *Diploglossata* unter die *Blattaeformia*, der *Suctoria* unter die *Coleopteroidea*, sowie in der schärferen Absonderung der *Diptera* von den übrigen *Panorpoidea*. Sehr eigenartig sind jedenfalls auch die großen Unterschiede im Geschlechtsapparat der *Thysanoptera*, von denen die *Phloeothripidae* durch die den *Dermaptera* entsprechende Lage der Geschlechtsöffnung und das völlige Fehlen von Gonapophysen sich scharf von den restlichen *Thysanoptera* unterscheiden und die Frage entstehen lassen, ob man die *Thysanoptera* nicht in zwei Ordnungen wird aufteilen müssen. Eine Entscheidung kann selbstverständlich nur eine allgemeine morphologische und anatomische Untersuchung treffen.

Eine weitere Frage ist es, ob der von Handlirsch aufgestellte Stammbaum der Insekten auch in der Reihung der Überordnungen sich als haltbar erweist. Hier möchte ich hervorheben, daß Handlirsch meiner Ansicht nach zu wenig Gewicht auf das Vorhandensein oder Fehlen von Gonapophysen legt, ein Merkmal, das überaus charakteristisch ist für die einzelnen Überordnungen. Nur bei den *Blattaeformia*, die durch das Vorhandensein von Gonapophysen ausgezeichnet sind, finden sich einige sehr aberrante Ordnungen, in denen solche nicht einmal in Rudimenten mehr nachgewiesen wurden.

Auf Grund der Gonapophysen lassen sich zwei Reihen aufstellen:

Ohne Gonapophysen	Mit Gonapophysen
Ephemeroidea	*Libelluloidea*
Perlariae	*Orthoptera*
Embiodea	*Blattaeformia*
Coleopteroidea	*Hymenoptera*
Neuropteroidea	*Hemiptera*.
Panorpoidea	

Die *Apterygogenea*, deren Stellung zum Teil noch eine sehr umstrittene ist, lasse ich ganz außer Betracht.

Ich halte es für äußerst unwahrscheinlich, daß in sämtlichen sechs Überordnungen, in denen Gonapophysen überhaupt nicht auftreten, das Fehlen derselben eine sekundäre Reduktionserscheinung darstellt, zumal bei den anderen Überordnungen ebenfalls wiederholt eine starke Rückbildungstendenz sich geltend macht, ohne daß es dabei zu einem vollkommenen Verschwinden der Gonapophysen gekommen wäre. Immer zeigen wenigstens die ursprünglichsten (*Dermaptera*) oder am geringsten durch besondere Lebensweise abgeänderten (*Homoptera*) Formen noch deutliche Reste. Umgekehrt kann ich an eine polyphyletische Entstehung der Gonapophysen ebenfalls nicht glauben. Es bleibt also nichts anderes übrig als anzunehmen, daß sich die *Palaeodictyoptera* zuerst in zwei Äste spalteten, von denen der eine den Formen mit Gonapophysen als Wurzel diente, der andere denen ohne solche. Ein Vergleich mit dem neuesten von Handlirsch aufgestellten Stammbaum (1926) zeigt, daß Handlirsch nur in einem einzigen Falle Ordnungen mit und ohne Gonapophysen nicht gesondert aus den *Palaeodictyoptera* entstehen läßt, und zwar die *Coleopteroidea* und *Blattaeformia*, die er gemeinsam aus *Protoblattoidea*-artigen Formen ableitet. Gegen die nähere Verwandtschaft dieser beiden Gruppen spricht aber, abgesehen von dem Vorhandensein bzw. Fehlen der Gonapophysen, auch der vollkommen verschiedene Bau des inneren Geschlechtsapparates wie die ganz andere Lage der Geschlechtsöffnung, die Ausbildung eines langen unpaaren Geschlechtsausführungsganges, das Fehlen des Genitalraumes und der Anhangsdrüsen bei den *Coleopteroidea* und manches andere. Ich glaube daher, daß sich *Coleopteroidea* und *Blattaeformia* ebenfalls getrennt aus den *Palaeodictyoptera* entwickelt haben. Ob die *Protoblattoidea* in die Entwicklungsreihe der *Coleopteroidea* oder der *Blattaeformia* gehören, vermag ich nicht zu entscheiden.

Für die gesonderte Ableitung fast sämtlicher Überordnungen aus verschiedenen Ästen der *Palaeodictyoptera* spricht auch sehr der ganz verschiedene Bau des weiblichen Geschlechtsapparates in den einzelnen Überordnungen. Und gerade die *Hymenoptera*, die Handlirsch als einzige Überordnung mit Ausnahme der schon besprochenen *Coleopteroidea* und *Blattaeformia* nicht direkt von den *Palaeodictyoptera*, sondern von *Orthoptera*-artigen Vorfahren (*Protorthoptera*) abzuleiten sucht, stimmen auch im weiblichen Geschlechtsapparate ziemlich weitgehend mit den *Orthoptera* überein.

XII. Zur Physiologie des weiblichen Geschlechtsapparates.

Welche Bedeutung die Geschlechtsausführgänge für die weiblichen Geschlechtsprodukte haben, ist zur Genüge bekannt. Wesentlich weniger orientiert sind wir dagegen über die Vorgänge während der Begattung und vor allem über die Bahnen, die das bei der Begattung übertragene

Sperma im weiblichen Geschlechtsapparat durchwandert und die Ursachen, die zu dieser Wanderung Anlaß geben. Auf diese Fragen will ich im folgenden näher eingehen.

Der Grund, warum man an dieses Problem nicht bereits öfter herangetreten ist, liegt in den großen methodischen Schwierigkeiten. Zwei Wege der direkten Beobachtung ergeben sich: Entweder es läßt sich ein Objekt finden, das so durchsichtig ist, daß man die Vorgänge im Inneren des Abdomens von außen verfolgen kann, oder aber man ist gezwungen, am geöffneten Abdomen diese Vorgänge zu studieren. Bis heute ist es noch nicht versucht worden, den ersten Weg zu beschreiten und mir ist auch kein Insekt bekannt, das als Imago so glashell durchsichtig wäre, um dies zu gestatten. Die andere Methode dagegen liefert bei den bisher angewandten und einstweilen einzig möglichen Vorsichtsmaßnahmen keine einwandfreien Resultate, denn sobald das Abdomen eröffnet ist, geht ein sehr wesentlicher Faktor, nämlich der Überdruck, der im Abdomen herrscht, verloren und läßt sich, da wir über seine Größe heute noch nicht das geringste wissen, auch in keiner Weise ersetzen. Dadurch werden sich aber sämtliche Räume des weiblichen Geschlechtsapparates, deren Form und Größe abgesehen von der Gestalt und Elastizität der eigenen Wandung wesentlich auch abhängig ist vom Druckverhältnis zwischen Abdomen und Außenwelt, ausdehnen und vor allem die relativ geräumigen und mit sehr elastischer Wand (aus kräftigem Chitin), aber mit engem Ausführungsgang versehenen Teile, Receptaculum seminis und Bursa copulatrix, werden nach Art einer Saugpumpe wirken und das Sperma ansaugen, ohne daß damit ein Beweis für den natürlichen Ablauf erbracht wäre. So sind die Ergebnisse von NONIDEZ (1920), der als erster diese Methode gebrauchte — er ist überhaupt der einzige, der sich in neuerer Zeit mit diesem Problem eingehender beschäftigte —, nur mit größter Vorsicht zu benutzen und jedenfalls in keiner Richtung beweisend für den natürlichen Verlauf.

So bleibt also keine andere Möglichkeit übrig, als zu versuchen, aus dem Bau des Geschlechtsapparates sowie aus den durch Sektion gewonnenen Befunden über den Aufenthaltsort des Sperma Schlüsse zu ziehen auf den Verlauf der Spermawanderung im weiblichen Körper.

Man kann den Lebensweg der Spermatozoen leicht in drei Abschnitte teilen:

1. Die Entwicklung der Spermatozoen bis zu ihrer vollen Ausbildung und ihre Speicherung in den Vesiculae seminales oder anderen Abschnitten des männlichen Geschlechtsapparates.

2. Die Übertragung des Samens bei der Kopulation und seine Wanderung bis zur endgültigen Lagerung im Receptaculum seminis.

3. Die Wanderung der Spermatozoen aus dem Receptaculum seminis

zum Ei und die Befruchtung desselben, womit die selbständige Existenz der Spermatozoen erlischt.

Im folgenden werde ich mich mit der Wanderung des Samens vom Momente der Kopulation an bis zu dem der Befruchtung beschäftigen.

Der Samen kann bei der Begattung in zweierlei Art übertragen werden. Entweder wird er, untermischt mit dem Sekret der männlichen Anhangsdrüsen (Ektadenien) als zähflüssige Masse übergeführt, die sich in der Gestalt vollkommen dem Raume anpaßt, in den sie gelangt, ohne daß sich irgendwelche regelmäßige Schichtung feststellen ließe (Übertragung als freier Samen), oder aber es kommt zur Bildung sogenannter Spermatophoren, an denen man eine, häufig zwei spermafreie Hüllschichten unterscheiden kann, die aus dem Sekret der männlichen Anhangsdrüsen gebildet werden, während im Inneren die Spermatozoen angehäuft sind. Auch hier kann man wieder zweierlei Sorten von Spermatophoren unterscheiden:

1. Spermatophoren mit konstanter Gestalt. In diesem Falle ist die äußerste Hülle der Spermatophore, häufig als Kortikalschichte bezeichnet, von bedeutender Festigkeit und gewährleistet so eine konstante, meist flaschen- oder spindelförmige Gestalt, die der Gestalt des umhüllenden Raumes in keiner Weise entsprechen muß.

2. Spermatophoren ohne konstante Gestalt. Die Kortikalschichte ist wenigstens während der Übertragung der Spermatophore noch weich und paßt sich der Form des umhüllenden Raumes vollkommen an.

An dem der Mündung des Ductus receptaculi zugekehrten Ende der Spermatophore setzt sich meist ein mehr minder langes Halsstück an, an dessen Spitze sich eine zuerst verschlossene Öffnung befindet, durch die der Samen die Spermatophore verlassen kann.

Der Bildungsort der Spermatophoren ist wohl immer, sicherlich jedenfalls bei denen mit konstanter Gestalt, im männlichen Individuum gelegen und die fertige Spermatophore tritt dann in den weiblichen Körper über. Der Durchtritt durch den oft äußerst engen Ductus bursae wird wohl durch die große anfängliche Elastizität der Wandung der Spermatophore ermöglicht, wodurch sie sich, wie zum Beispiel die Eier mancher *Hymenoptera*, beim Durchtritt durch den Legestachel bedeutend zu verengen und in die Länge zu strecken vermag. Bei den Spermatophoren ohne konstante Gestalt wäre es wohl möglich, daß in einzelnen Fällen die Bildung der Spermatophore tatsächlich erst im weiblichen Körper erfolgt, indem zuerst Anhangsdrüsensekret abgeschieden wird, das die Wandung des Raumes auskleidet, der die Spermatophore aufnehmen soll, dann die Samenmasse in das Innere gelangt und schließlich wieder Anhangsdrüsensekret den Verschluß bildet. In diesem Falle halte ich es aber für richtiger, nicht von einer Spermatophore, sondern von Übertragung freien Spermas zu sprechen, die sich von dem gewöhnlichen Ab-

lauf nur dadurch unterscheidet, daß Anhangsdrüsensekret und Sperma nicht gleichzeitig, sondern nacheinander übergeführt werden.

Spermatophoren sind bis jetzt bekannt bei den *Locustariae* und *Gryllodea* unter den *Saltatoria*, bei sehr vielen *Coleoptera* (vgl. STEIN 1847, der so viele Beispiele anführt, daß die Übertragung von freiem Sperma fast als der Ausnahmefall bezeichnet werden muß) und bei den *Lepidoptera*. Auch für *Apis mellifica* L. wird von verschiedenen Seiten eine Samenübertragung durch Spermatophore angegeben, doch ist es meines Erachtens sehr wahrscheinlich, daß es sich hier um eine Verwechslung mit dem nach der Kopula in der Vagina steckenbleibenden Penis handelt. Von anderen *Hymenoptera* sind jedenfalls bis jetzt Spermatophoren nicht angegeben.

Mit den Spermatophoren nicht zu verwechseln sind die Spermatodesmen (Spermatozeugmen), die nichts weiter darstellen als auffallend große und besonders angeordnete Spermatozoenbündel. Sie wurden bis jetzt bei *Odonata* und *Coleoptera* beobachtet.

Der Raum, in den der Samen bei der Kopulation gelangt, kann ein sehr verschiedener sein. Bei den primitiven Insektenordnungen, denen im männlichen Geschlecht ein wohlausgebildeter Penis fehlt (z. B. *Perlariae*, *Locustariae* und *Gryllodea* unter den *Saltatoria*) werden lediglich die Ränder der beiden Geschlechtsöffnungen aneinandergepreßt und der Samen wird nur in die Endabschnitte des weiblichen Geschlechtsapparates gelangen können. Bei den *Locustariae* und *Gryllodea*, wo der Samen in Form einer Spermatophore übertragen wird, gelangt sogar nur der Halsteil derselben in die Vagina des Weibchens, während die gesamte übrige Spermatophore der Geschlechtsöffnung anhängt. Dementsprechend sind Bursabildungen wie bei höheren Formen nur in Ausnahmefällen zu finden und haben dann vermutlich eine ganz andere Aufgabe.

Bei den höheren Formen, bei denen ein Penis entwickelt ist, wird fast immer entweder der ganze Penis oder seine Spitze oder doch eine an seiner Spitze ausstülpbare dünnhäutige Blase, der Präputialsack, in die Vagina des Weibchens eingeführt. In jenen Fällen, wo die Bursa copulatrix wohlentwickelt, aber nicht durch einen langen und engen Ductus bursae von der Vagina abgesetzt ist, dürfte häufig ein Teil des männlichen Kopulationsapparates auch in diese gelagert sein. Dagegen ist es sicher verfehlt, die Bursa copulatrix dadurch zu definieren, daß sie immer bei der Begattung einen Teil des männlichen Geschlechtsapparates aufzunehmen habe, denn wenn die Bursa copulatrix durch einen langen engen Stiel von der Vagina abgesetzt ist (z. B. viele *Coleoptera*), ist wohl nur selten der männliche Kopulationsapparat derart gebaut, daß ein Teil desselben bis in die Bursa copulatrix vorzudringen vermag. Vielmehr dürfte in den meisten dieser Fälle, soweit man aus den spärlichen Angaben in der Literatur vermuten kann, der Penis, bzw. der Präputialsack

in der Vagina verankert liegen, und zwar so, daß die männliche Geschlechtsöffnung eng der Mündung des Ductus bursae anliegt und die Geschlechtsprodukte, sei es als Spermatophore, sei es als freies Sperma in die Bursa copulatrix direkt übertragen werden können.

Anders liegt der Fall, wenn eine Bursa copulatrix fehlt oder nur eine flache Tasche darstellt. Dann dient sie nicht zur Aufnahme des Samens, sondern dieser wird entweder in die Vagina entleert (*Drosophila*, NONIDEZ 1920) oder aber der männliche Kopulationsapparat ist bei der Begattung so gelagert, daß der Samen direkt in das oder die Receptacula seminis überfließen kann (wie in die Bursa copulatrix), wobei dann meist ein Teil des männlichen Kopulationsapparates in den Anfangsteil des oder der Ductus receptaculi eindringt und so eine feste und sichere Verbindung herstellt (*Lina*, HARNISCH 1915; *Machimus*, REICHARDT 1929). Am weitesten ist dieses Prinzip bei *Lygaeus equestris* L. geführt, wo nach LUDWIG (1926) ein Teil des Penis den dünnen und mehrfach spiralig gewundenen Ductus receptaculi durchdringt und bis zu dessen Mündung in die Samenkapsel reicht.

Der einzige genauer bekannte Ausnahmefall, wo der männliche Kopulationsapparat nicht in die Vagina eingeführt wird, findet sich bei *Dytiscus marginalis* L. Bei dieser Art gelangt nach BLUNK (1912) lediglich ein Teil des Penis etwas in den Legeapparat des Weibchens, während die Spermatophore in die Intersegmentalfurche zwischen 7. und 8. (nicht wie BLUNK fälschlich zählt, 8. und 9.) Sternit, die einen mächtigen, vom 7. Sternit begrenzten Raum darstellt, abgelagert wird. Doch bereits bei nahe verwandten anderen *Dytiscidae* (*Agabus*, *Colymbetes*) findet die Kopulation in normaler Weise durch Einführen des Penis in die Vagina statt (BLUNK 1913).

Die zahlreichen Chitinbildungen in der Bursa copulatrix und im vorderen Abschnitt der Vagina dienen zum Teil wohl zur festeren Verankerung des Penis, zum Teil zum Festhalten der zähen Spermamasse beim Auflösen der Kopula. Dagegen haben eine Reihe von Chitindifferenzierungen im Bereiche der Mündung des Ductus receptaculi offensichtlich die Aufgabe, bei der Kopulation eine enge und sichere Verbindung zwischen der männlichen Geschlechtsöffnung und der Mündung des Ductus receptaculi herzustellen. So dient die die Öffnung des Ductus receptaculi umgebende Chitinplatte offenbar dazu zu verhindern, daß sich dieser Teil der Wandung beim Einführen des Penis in Falten lege oder während der Kopulation verschiebe, so daß die beiden Mündungen nicht mehr ganz korrespondierend liegen würden. Von noch größerer Bedeutung diesbezüglich ist aber die gelegentliche starke Chitinisierung des Endteiles des Ductus receptaculi, als Infundibulum oder Trichter bezeichnet (z. B. bei manchen *Coleoptera*: *Coccinellidae*). Durch einen an seinem distalen Ende ansetzenden und zur Wand der Bursa copulatrix

ziehenden Muskel kann dieses Chitinrohr etwas in das Lumen der Vagina vorgestülpt werden (Verhoeff 1895 a) und wird sich dabei — vollkommene Korrelation der beiden Öffnungen vorausgestzt, wie sie jetzt allgemein angenommen wird und sich auch bei den wenigen, eingehender untersuchten Fällen bestätigt gefunden hat — in die männliche Geschlechtsöffnung einsenken und so ein vollkommen gesichertes Überfließen des Samens gestatten. Eine dritte Möglichkeit zur Sicherung dieser Verbindung sind die Virgabildungen am Präputialsack des Männchens, die in den Ductus receptaculi eingeführt werden (vgl. Harnisch 1915, Heberdey 1928, Reichardt 1929).

Da Spermatophoren nie in das Receptaculum seminis übertragen werden, sondern als lediglich provisorische Hüllen nur in die Bursa copulatrix oder die Vagina gelangen, von wo sie, nachdem der Samen seinen Weg in das Receptaculum seminis gefunden hat, wieder ausgestoßen werden, ist es selbstverständlich, daß bei der direkten Übertragung des Samens in das Receptaculum seminis eine Spermatophorenbildung niemals stattfindet. Nach Weber (1930) sollen allerdings bei den *Coccidae* unter den *Homoptera* die Spermatozoen „zu mehreren in Paketen, den Spermatophoren" direkt in das Receptaculum seminis entleert werden, doch handelt es sich dabei wohl sicher nicht um richtige Spermatophoren, sondern vermutlich um Spermatodesmen, wie ich sie oben schon erwähnt habe. Bei der indirekten Samenübertragung, bei der das Sperma vor seiner definitiven Lagerung im Receptaculum seminis zuerst an einen provisorischen Aufbewahrungsort (Bursa copulatrix, Vagina) gelangt, kann das Sperma sowohl als freier Samen als auch in Spermatophoren übergeführt werden.

Eine wohlausgebildete Bursa copulatrix, die zur Aufnahme von Spermatophoren geeignet ist, besitzen die *Phasmida*, zahlreiche *Coleoptera*, die *Rhaphidides* und *Neuroptera*, sowie die *Lepidoptera*. Bei den *Lepidoptera* und *Coleoptera* ist eine indirekte Übertragung des Samens durch Spermatophoren, die in die Bursa copulatrix gelangen, bereits in zahlreichen Fällen nachgewiesen, bei den *Lepidoptera* wohl überhaupt die einzige Art der Samenübertragung. Bei den übrigen Ordnungen ist dies noch nicht festgestellt, doch läßt das Vorhandensein einer gut entwickelten, manchmal sogar durch einen Ductus seminalis mit dem Receptaculum seminis verbundenen Bursa copulatrix die Vermutung aufkommen, daß auch hier eine indirekte Samenübertragung, wahrscheinlich durch Spermatophoren, vielleicht aber auch durch freies Sperma, stattfindet. In allen anderen Ordnungen fehlt eine Bursa copulatrix oder ist doch nur eine mehr minder flache Aussackung der Vagina, die im wesentlichen dazu dienen dürfte, bei der Begattung einen Teil des männlichen Kopulationsorganes aufzunehmen, nicht aber als provisorischer Aufbewahrungsort des Sperma zu funktionieren. Hier findet entweder

direkte Samenübertragung statt oder die Spermatozoen werden als freier Samen oder als Spermatophore in die Vagina übertragen und gelangen von dort in das Receptaculum seminis.

Die Art wie das Sperma bei der Begattung an seinen provisorischen oder definitiven Aufbewahrungsort gelangt, ist eine sehr verschiedene. In jenen Fällen der indirekten Samenübertragung, bei denen das männliche Begattungsorgan nicht bis in die Bursa copulatrix eingeführt wird, werden Samen oder Spermatophoren jedenfalls durch nachdrängendes Sekret der männlichen Anhangsdrüsen, zum Teil wohl auch durch Muskeldruck, vorgestoßen. Auch bei der direkten Übertragung des Sperma dürfte das Anhangsdrüsensekret die Hauptrolle bei der Fortbewegung des Samens spielen. Ob aber in diesem Falle bei der Wanderung der Spermatozoen nicht vielleicht auch chemische oder mechanische Reize mitwirken und wie weit dies der Fall sein kann, darauf werde ich in einem der nächsten Abschnitte zu sprechen kommen. Wenn jedoch bei der indirekten Samenübertragung das männliche Begattungsorgan bis in den provisorischen Aufbewahrungsort gelangt (z. B. manche *Coleoptera* und *Lepidoptera*), soll sich die Übertragung des Sperma in etwas anderer Form vollziehen. Ist kein Präputialsack am Penis entwickelt, so wird ähnlich wie oben einfach durch nachdrängendes Anhangsdrüsensekret der Samen vorgepreßt, tritt jedoch ein solcher auf, so stülpt sich dieser bei der Begattung aus und legt sich dem umgebenden Raume eng an. Der weitere Verlauf soll nun nach der Angabe verschiedener Autoren in folgender Weise vor sich gehen: Das Sperma oder die Spermatophore wird nur bis in das Innere des vorgestülpten Präputialsackes vorgepreßt, da ja sonst kein Raum vorhanden ist, und bei Auflösung der Kopula wird der Präputialsack zwischen der Wand des umgebenden Raumes und dem zurückbleibenden Sperma herausgezogen. Dieser Vorgang ist recht schwer vorzustellen, denn durch die Vorstülpung des Präputialsackes gelangt die stets enge Mündung des Ductus ejaculatorius an die Spitze des Präputialsackes, das Sperma müßte also im Inneren desselben innerhalb des engen Ductus ejaculatorius liegen. Entweder kann also nur die relativ geringe Menge von Sperma, die in dem engen Ductus ejaculatorius Platz hat, in die Bursa copulatrix gelangen — dagegen spricht die große Menge von Sperma und Anhangsdrüsensekret, die sich stets in der Bursa copulatrix findet und diese meist ganz ausfüllt — oder aber der Ductus ejaculatorius erweitert sich in dem distalen Teile sehr stark, dann ist es aber kaum vorstellbar, wie sich die Wand des Präputialsackes zurückziehen soll, ohne daß an der engen Mündung des Ductus ejaculatorius, durch die jetzt die ganze im Inneren aufgespeicherte Samenmasse durchtreten muß, Zerreißungen auftreten, abgesehen davon, daß in diesem Falle zur Lösung der Kopula ganz bedeutende Kräfte aufgewandt werden müßten, was augenscheinlich nicht der Fall ist. Ich glaube daher, daß die eben ge-

schilderten Angaben, die ja nur aus dem Bau der Organe sowie dem Endergebnis der Begattung erschlossen wurden, falsch sind und daß man sich den Ablauf etwa in folgender Weise vorzustellen hat: Gleichzeitig mit dem Beginn der Übertragung des Samens wird der Präputialsack allmählich entsprechend der ausgestoßenen Spermamasse durch die Retraktormuskeln zurückgezogen, bis schließlich der Präputialsack wieder vollkommen retrahiert, die Bursa copulatrix bzw. die Vagina ganz vom Samen oder von der Spermatophore erfüllt ist. Das Lumen des nun wieder in den Penis zurückgezogenen Präputialsackes mag dabei, wenn es zur Bildung einer Spermatophore kommt, als Form für den Hals derselben dienen.

Der bei der indirekten Samenübertragung meist in der Bursa copulatrix oder in der Vagina provisorisch abgelagerte Samen verweilt darin nur sehr kurze Zeit, nach wenigen Stunden, manchmal schon nach einigen Minuten, findet sich dort keinerlei Sperma mehr. Falls die Übertragung in einer Spermatophore vor sich ging, müssen zuerst die Spermatozoen dieselbe verlassen. Dies geschieht offenbar auf rein mechanischem Wege ohne aktive Beteiligung des Samens. Nach älteren Angaben sollte die Chitinbewaffnung der Bursa copulatrix, offenbar durch die sie umgebende Muskulatur unterstützt, die Spermatophore zerreißen und dadurch die Spermatozoen befreien. Da man aber wiederholt schon unverletzte aber gänzlich entleerte Spermatophoren gefunden hat, wurde diese Annahme hinfällig. Durch die eingehenden Untersuchungen Regens (1924) am *Liogryllus campestris* L. sind wir sehr eingehend über den Verlauf der Entleerung der Spermatophore bei dieser Art unterrichtet. Er unterscheidet an der Spermatophore Kapsel und Spermaröhre, beide verbunden durch den Hals. Spermaröhre und Hals zusammen bezeichne ich als das Halsstück. Dieser Teil allein gelangt in die Vagina (siehe auch oben). Die Spermaröhre ist umgeben von einem Befestigungsapparat, der zur festeren Verankerung in der Vagina dient und ist an ihrem Ende durch einen Verschlußapparat abgeschlossen, der in der Vagina rasch aufgelöst wird und damit erst dem Samen den Austritt gestattet. An der Kapsel lassen sich drei Hüllenschichten feststellen. Eine äußerste dünne, zuerst schmiegsame, später erstarrende Hüllschichte, wohl der Kortikalschichte Steins (1847) entsprechend, dann eine sehr wasserreiche zweite und eine außerordentlich feste dritte Schichte. Im Inneren befindet sich auf der der Samenröhre abgewandten Seite der sogenannte Druckkörper, während der übrige Raum im wesentlichen von den Spermatozoen erfüllt ist. Dadurch, daß die dritte Hüllschichte eine semipermeable Membran darstellt, die wohl dem Wasser, nicht aber dem Druckkörper den Durchtritt gestattet, quillt dieser mächtig auf und treibt nach Entfernung des Verschlußapparates in der Vagina zuerst die Spermatozoen heraus, um schließlich selbst zum Teil noch herauszutreten.

In ähnlicher Weise dürfte auch die Entleerung der Spermatophoren der *Coleoptera* und *Lepidoptera* in der Bursa copulatrix erfolgen. Auch hier spricht alles dafür, daß die Entleerung des Samens auf rein mechanischem Wege durch Quellung vor sich geht. Freilich ist der Bau der Spermatophoren hier ein wesentlich einfacherer, er besteht nach allem, was wir bis jetzt wissen, aus zwei Hüllschichten, von denen die äußere relativ dünn und fest ist und als Kortikalschichte bezeichnet wird. Der Verlauf der Entleerung dürfte auf die Art vor sich gehen, daß die innere Hüllschichte verquillt, wahrscheinlich durch Wasseraufnahme aus dem die Spermatozoen umgebenden Anhangsdrüsensekret und auf diese Weise den Samen durch das Halsstück nach außen preßt. Schließlich zerfällt die entleerte Spermatophore in eine käsige, bröcklige Masse, wie sie häufig in der Bursa copulatrix oder in der Vagina vor nicht allzulanger Zeit befruchteter Weibchen zu finden ist. Vermutlich sind die Vorgänge, die zur Entleerung der Spermatophore führen, wesentlich komplizierter, doch sind wir über den genaueren Verlauf noch nicht unterrichtet. Gegen eine wesentliche Mitwirkung der Muskulatur des umhüllenden Raumes spricht die feste Beschaffenheit der Kortikalschichte, die ein stärkeres Zusammenpressen der Spermatophore sicherlich verhindert, während es doch gewiß ist, daß die Samenmasse meist bis auf den letzten Tropfen die Spermatophore verläßt, was unter diesen Bedingungen durch Muskeldruck ganz unmöglich erreicht werden könnte.

Etwas anders verläuft die Entleerung der Spermatophore bei *Dytiscus* (vgl. auch das oben über die Lage der Spermatophore Gesagte). Hier soll nach Blunk (1912) im wesentlichen der Druck der beiden Hälften des die Spermatophore umgebenden 8. Sternites das Auspressen des Samens bewirken, nachdem die Wand der Spermatophore, die keinen vorgebildeten Ausführungsgang besitzt, an der der Mündung der Vagina am nächsten gelegenen Stelle wahrscheinlich auf chemischem Wege durch die Drüsen an der Vaginamündung durchbrochen wurde. Es kommt hier auch keineswegs zu einer völligen Entleerung der Spermatophore, die durch Muskeldruck ganz unerklärlich wäre, sondern ein großer Teil des Spermas bleibt in der Spermatophore liegen und wird mit ihr nach einigen Stunden wieder abgestoßen.

Sobald der Samen die Spermatophore verlassen hat, bzw. wenn er als freier Samen übertragen wurde, bald nach Beendigung der Kopulation tritt er die Wanderung in das Receptaculum seminis an. Nonidez (1920) beobachtete am geöffneten Abdomen von *Drosophila*, daß das Sperma nach Beendigung der Kopula noch etwa 2—3 Min. in der Vagina ruhig liegen bleibt, dann aber in überaus raschem Tempo die Wanderschaft in die Receptacula seminis antritt, so daß das ventrale Receptaculum seminis, das zuerst gefüllt wird, in weiteren 2—5 Min. angestopft von Sperma ist. Anschließend werden dann auch die dorsalen Receptacula seminis

gefüllt. Meine Zweifel an der Beweiskraft dieser Beobachtungen habe ich bereits oben festgestellt, doch wird allgemein angegeben, daß sich wenige Stunden nach der Begattung nur mehr im Receptaculum seminis Sperma nachweisen lasse. Wie geschieht nun der Transport des Samens in das oder die Receptacula seminis? Die ältere Anschauung, die hauptsächlich von Stein (1847) u. a., aber auch noch von vielen modernen Forschern geteilt wird, ist die, daß durch wellenförmige Kontraktionen der Muskulatur der Bursa copulatrix und der Vagina (nach Art der Peristaltik des Wirbeltierdarmes) das Sperma zur Mündung des Ductus receptaculi hingeleitet werde, in dessen engem Lumen es durch seine Eigenbewegung allmählich weiter gelange. An eine Mithilfe der Wandung des Ductus receptaculi bei der Weiterbeförderung des Samens ist nie gedacht worden, sie ist auch bei der Enge des Lumens und der meist überaus starken Chitinauskleidung ganz ausgeschlossen. Außerdem fehlt dem Ductus receptaculi in sehr vielen Fällen eine Muskelhülle vollständig. Es ist aber nicht einzusehen, warum ein noch dazu rasches Ein- und Aufwärtswandern von Spermatozoen in dem Ductus receptaculi stattfinden sollte, da die Spermatozoen ja nicht irgendwie orientiert in der Vagina liegen, so daß sich ihre schlängelnden Eigenbewegungen nicht summieren, sondern gegenseitig aufheben werden, wenn nicht durch die peristaltischen Kontraktionen der Vagina und der Bursa copulatrix ein kräftiger Druck auf die Spermamasse ausgeübt wird, der sie gegen das Receptaculum seminis treibt. Es müßte also ein direktes Einpressen des Samens in den Ductus receptaculi stattfinden. Gegen diese Annahme sind jedoch schwerwiegende Einwände zu machen. Erstens müßte die peristaltische Bewegung der Bursa copulatrix, der Vagina und in vielen Fällen auch des Eierganges (bei den *Lepidoptera* vor allem des Ductus bursae) in sehr komplizierter Weise verlaufen (vgl. bereits Stein 1847). Nimmt man den Fall an, wie z. B. bei zahlreichen *Coleoptera*, wo der Ductus receptaculi in den Winkel zwischen Eiergang und vorderem Abschnitt der Vagina mündet, so müßten die wellenförmigen Kontraktionen der Bursa copulatrix und des vorderen Abschnittes der Vagina von vorn nach hinten, die des hinteren Abschnittes der Vagina aber von hinten nach vorn verlaufen, außerdem müßten auch noch im Eiergang Kontraktionswellen in der Richtung von vorn nach hinten auftreten. Ist gar, wie vereinzelt bei den *Coleoptera* der Fall, die Mündung des Ductus receptaculi in den Eiergang verschoben, dann müßten nicht nur in der Vagina, sondern auch im Eiergang je nach der Lage vor oder hinter der Öffnung des Ductus receptaculi verschieden gerichtete peristaltische Kontraktionen auftreten, um das gewünschte Ergebnis zu erzielen. Eine bloße sphinkterartige Kontraktion der Muskulatur des hinteren Abschnittes der Vagina wird bei dem Druck, der während des Einpressens des Samens in den Ductus receptaculi herrschen müßte, und bei dem Widerstand, den das meist sehr

kräftige Chitin der Vagina gegen ein vollständiges Zusammenpressen leistet, einen vollständigen Verschluß nicht ermöglichen, es würde sicherlich ein großer Teil des Samens hier hinausgepreßt werden, statt in den Ductus receptaculi zu gelangen. Es erscheint mir sogar sehr zweifelhaft, ob die peristaltischen Kontraktionen dies wirklich zu verhindern vermöchten.

Auch die Annahme Heymons' (1930), daß bei *Scarabaeus* durch wechselweise Kontraktion und Dilatation der Muskulatur des vorderen Abschnittes der Bursa copulatrix, der hier von der restlichen Bursa copulatrix ziemlich scharf abgesetzt ist (von Heymons 1930 als Canalis copulatrix bezeichnet) und des Kompressionsmuskels der hakenförmigen Samenkapsel das Sperma in das Receptaculum seminis gepumpt werde, ist unhaltbar. Denn während durch Kontraktion der Muskulatur der Bursa copulatrix und Dilatation des Kompressionsmuskels tatsächlich ein Teil des Sperma in das Receptaculum seminis gepumpt werden kann, wird bei darauffolgender Kontraktion des Kompressionsmuskels und Dilatation der Muskulatur der Bursa copulatrix eine genau gleich große Menge von Sperma wieder aus der Samenkapsel herausgepreßt werden. Eine einmalige Dilatation des Kompressormuskels und Kontraktion der Muskulatur der Bursa copulatrix genügt aber sicherlich nicht, um die Samenkapsel zu füllen.

Aus dem gleichen Grunde ist auch die Deutung der sogenannten Spermapumpe von *Apis mellifica* L. durch Bresslau (1906), sowie des Zwischenstückes am Receptaculum seminis bei vielen *Heteroptera* durch Weber (1930) als Saugpumpe unhaltbar. In beiden Fällen muß die bei der Dilatation des als Saugpumpe angesprochenen Abschnittes angesogene Samenmenge bei der darauffolgenden Kontraktion wieder herausgepreßt werden, so daß der Nutzeffekt gleich Null ist.

Bei allen diesen rein mechanischen Deutungsversuchen des Spermatransportes kann man auch niemals erklären, wieso nicht die geringsten Reste von Sperma in der Vagina und der Bursa copulatrix zurückbleiben. Denn es ist doch ausgeschlossen, daß Bursa copulatrix, Vagina und Eiergang gleichzeitig und so stark zusammengepreßt werden, daß nicht doch in einzelnen Hohlräumen Reste von Sperma zurückblieben. Solche sind aber niemals beobachtet worden, auch in jenen Fällen nicht, wo die entleerte aber noch gut erhaltene Spermatophore in der Bursa copulatrix zu finden war, ein Abstoßen der wertlosen Reste der Begattung also jedenfalls noch nicht stattgefunden hatte.

Es scheint mir also notwendig, eine andere Erklärung für die Wanderung des Samens in das Receptaculum seminis zu finden. Und diese ist, glaube ich, gegeben in der Annahme eines chemischen Reizes, der von dem Receptaculum seminis ausgeht und die gerichtete Wanderung der Spermatozoen veranlaßt. Erleichtert mag diese Wanderung ja durch

wellenförmige Kontraktionen der Wand der Vagina und der Bursa copulatrix werden. Da die Bewegung der Spermatozoen in diesem Falle eine gerichtete ist und einem bestimmten Ziele zustrebt, ist die Annahme sämtlicher komplizierten mechanischen Vorgänge in Bursa copulatrix, Vagina und Eiergang wie gegenläufige Kontraktionswellen usw. überflüssig geworden, da ein Fehlwandern der Spermatozoen nicht zu befürchten ist. Es ist aber immerhin möglich und auch wahrscheinlich, daß durch peristaltische Kontraktionen der Wandungen die Fortbewegung des Samens gefördert und erleichtert wird. Ebenso ist es bei der Annahme einer Chemotaxis nicht zu verwundern, daß keine Spermatozoen in der Vagina bzw. Bursa copulatrix zurückbleiben.

Rittershaus (1927, *Coleoptera*) hat als erste die Vermutung aufgestellt, es könnten chemische Reize Anlaß sein für die Wanderung der Spermatozoen, doch nimmt sie als Ursache der Chemotaxis das Sekret der Receptaculardrüse an, was, wie ich im folgenden zeigen werde, sicherlich falsch ist. Auch Nonidez (1920, *Drosophila*) zog bereits chemische Vorgänge bei der Wanderung des Samens in Betracht, doch nahm er an, daß, vermutlich durch das Sekret der Anhangsdrüsen, eine Umstimmung der sich anfänglich ganz passiv verhaltenden Spermatozoen hervorgerufen würde, so daß sie nun auf nicht näher bezeichnete Weise aktiv in die Receptacula seminis wanderten. Er dachte dabei entweder an eine Aktivierung der Spermatozoen oder an die Auflösung des dickflüssigen Anhangsdrüsensekretes, in das der Samen eingebettet ist, so daß das Sperma größere Bewegungsfreiheit erhielte. Ob die Anhangsdrüsen bei den *Diptera* tatsächlich eine solche Aufgabe haben, vermag ich nicht zu entscheiden, jedenfalls ist aber auf diese Art die Wanderung der Spermatozoen in die Receptacula seminis nicht erklärt.

Auch Ludwig (1926) zog bei *Lygaeus equestris* L. (*Heteroptera*) bereits eine chemotaktische Wirkung des Sekretes der einzelligen Drüsen in Betracht, die in die Samenkapsel münden, doch liegen hier die Verhältnisse insoweit wesentlich anders, als hier eine direkte Übertragung des Samens stattfindet, indem ein Teil des männlichen Kopulationsapparates durch den Ductus receptaculi bis zur Mündung desselben in die Samenkapsel vordringt. Ludwig ist wegen der Länge und des engen Lumens des distalen Teiles des Kopulationsapparates der Ansicht, daß hier das Sperma nicht durch das Sekret der männlichen Anhangsdrüsen vorgepreßt werden kann, sondern er denkt an einen chemischen Reiz, der von der Samenkapsel ausgeht und die Spermatozoen zu einer Wanderung in der Richtung der Samenkapsel veranlaßt. Ich bin der Ansicht, daß bei der langen Dauer der Kopulation ein allmähliches Vorpressen trotz des Baues des männlichen Kopulationsapparates sehr wohl möglich ist, und dies jedenfalls nicht als Gegenargument angeführt werden kann.

Auf der Suche nach der Quelle dieses chemischen Reizes wird man

unwillkürlich zuerst an die Receptaculardrüse denken und in zahlreichen Fällen ist auch keinerlei Veranlassung vorhanden, diese Funktion anzuzweifeln. Sieht man jedoch die Verhältnisse in der gesamten Insektenwelt durch, so ergibt sich unweigerlich, daß diese Annahme falsch ist. Erstens gibt es zahlreiche Insektenordnungen, denen eine Receptaculardrüse fehlt, ohne daß doch die Wanderung des Spermas in das Receptaculum seminis unterbliebe oder andere Hilfsmittel dafür zur Verfügung stünden, z. B. *Odonata*, die meisten *Orthoptera*, *Blattaeformia* und *Neuropteroidea*, *Panorpatae*, *Hemiptera*), oder aber, und das ist jedenfalls ein noch stärkerer Beweis, es ist eine Receptaculardrüse vorhanden, sie mündet jedoch nicht in das Receptaculum seminis, sondern ganz getrennt von ihm oder in den Ductus receptaculi, häufig an der Übergangsstelle zwischen ihm und der Samenkapsel (zahlreiche *Coleoptera* und *Hymenoptera*). Trotzdem aber der Ausführungsgang der Receptaculardrüse in vielen Fällen nur ganz in der Nähe des Drüsenfollikels durch einen Sphinkter verschlossen ist, der übrige Teil also der Einwanderung des Sperma keinerlei Hindernis entgegensetzen würde, so wurde doch nie in ihm, sondern immer nur in der Samenkapsel Sperma gefunden. Damit ist wohl eindeutig bewiesen, daß die Ursache des chemischen Reizes in der Samenkapsel selbst gelegen sein muß. In verschiedenen Insektenordnungen ist auch bereits eine Drüsenfunktion der Wandung der Samenkapsel nachgewiesen und auch in den anderen Insektenordnungen dürfte eine solche nicht fehlen. Das Sekret dieser einzelligen Drüsen ist es wohl, das den chemischen Reiz auf die Spermatozoen ausübt.

Einmal in der Samenkapsel angelangt, vermögen die Spermatozoen lange Zeit, bei manchen langlebigen Arten, bei denen nur einmal eine Begattung stattfindet, mehrere Jahre am Leben zu bleiben (z. B. *Apis mellifica* L.). Für die Ernährung und Lebenderhaltung des Samens in der Samenkapsel wurde ganz allgemein das Sekret der Receptaculardrüse verantwortlich gemacht. Auch hier ist wieder zu betonen, daß die Receptaculardrüse sehr oft fehlt oder doch nicht in die Samenkapsel mündet, ohne daß deshalb eine Verkürzung der Lebensdauer des Samens zu bemerken wäre. Auch konnte z. B. bei den *Coleoptera*, die doch durch Stein (1847) überaus eingehend diesbezüglich untersucht wurden, bei solchen Arten, wo die Receptaculardrüse an der Grenze von Samenkapsel und Ductus receptaculi mündet und ein Eindringen des Sekretes daher möglich wäre, trotz überaus zahlreicher untersuchter Fälle nur ein einziges Tier gefunden werden, bei dem sich Sekrettropfen der Receptaculardrüse in der Samenkapsel nachweisen ließen und dieses hatte eine schon fast ganz entleerte Samenkapsel, so daß das Sekret wahrscheinlich nur als Raumfüllung eingedrungen war und keine weitere Bedeutung hatte. Es ist demnach ganz ausgeschlossen, daß das Sekret der Receptaculardrüse die wesentliche oder gar die einzige Rolle bei der Erhaltung des

Samens spielt. Ich glaube, daß die Bedeutung der Receptaculardrüse in dieser Hinsicht eine ganz untergeordnete ist, wenn überhaupt eine solche besteht, und daß für die Erhaltung des Samens zum Teil vielleicht mitgekommenes Sekret der männlichen Anhangsdrüsen, im wesentlichen aber das Sekret der Wand der Samenkapsel in Betracht kommt. Wenn es zuerst den Anschein erweckt, als müsse die Sekretproduktion der Wand der Samenkapsel zu gering sein für die Erhaltung von so großen Spermamassen, so ist zu bedenken, daß die in der Samenkapsel ruhig liegenden Spermatozoen wohl nur äußerst wenig für ihre Erhaltung benötigen dürften.

Nur bei *Dytiscus*, der überhaupt in vieler Hinsicht aus der Reihe der übrigen *Coleoptera* herausfällt und daher ein für das Verständnis des Baues und der Funktion des weiblichen Geschlechtsapparates äußerst ungünstiges Untersuchungsobjekt darstellt, scheinen nach Blunk (1912) die peristaltischen Bewegungen der Vagina größere Bedeutung für den Transport des Samens in das Receptaculum seminis zu haben. Doch genügen bei dieser Form infolge der abweichenden Art der Begattung und Spermaablage einfache Kontraktionswellen von hinten nach vorn und es ist hier auch festgestellt, daß nur ein kleiner Teil des Samens in das Receptaculum seminis gelangt, der größere Teil jedoch in der Vagina und in der Spermatophore bleibt und nach wenigen Stunden wieder ausgestoßen wird (Blunk 1912). Jedoch spricht auch hier nichts gegen das Mitwirken eines chemischen Reizes.

Die letzte uns interessierende Frage ist nun folgende: Wie kommt das Sperma zur Befruchtung aus der Samenkapsel zum Ei? Hier ist vor allem die äußerst wichtige Feststellung zu machen, daß nach den Untersuchungen zahlreicher Forscher der Samenkapsel eine Muskelhülle sehr oft vollständig fehlt. In diesen Fällen muß also nach einer anderen Ursache gesucht werden, die das Sperma aus der Samenkapsel hervorpreßt. An eine rein chemotaktische Wirkung des in der Vagina liegenden Eies, wie sie Weber (1930) bei manchen *Hemiptera* vermutet, ist nicht zu denken, denn um trotz des oft sehr langen und kompliziert gebauten Ductus receptaculi das Sperma in der Samenkapsel doch noch mit Sicherheit zu erreichen, müßte der Reiz ein ziemlich kräftiger sein und würde sicherlich des öfteren eine große Anzahl von Spermatozoen erregen, wogegen aber sämtliche Beobachtungen sprechen. Eine so genaue Abstimmung des Reizes, daß er gerade nur auf die nötige Anzahl von Spermatozoen einwirkt, ist bei dem komplizierten Weg, den er zu durchlaufen hat, sicherlich nicht möglich und würde dazu führen, daß zu wiederholten Malen das Ziel nicht erreicht wird und die Befruchtung unterbleibt, was sicher nicht der Fall ist. Es ist jedoch durch einen Versuch Webers (1930) an *Hemiptera* festgestellt, daß letzten Endes für das Auffinden der Micropylen des Eies durch die Spermatozoen jedenfalls chemische Reize

maßgebend sind. Meiner Ansicht nach spielt bei der Wanderung des Samens zum Ei, wenn der Samenkapsel eine Muskulatur fehlt, die Erhöhung des im Abdomen herrschenden Blutdruckes eine große Rolle. Wird derselbe durch Kontraktion der abdominalen Muskulatur erhöht, so wird dadurch ein Druck auf das Receptaculum seminis ausgeübt werden und ein Teil des Sperma wird aus der Samenkapsel vorgepreßt. Ist der Ductus receptaculi kurz, so wird der, sei es von der Muskulatur der Samenkapsel, sei es durch erhöhten Blutdruck ausgeübte Druck genügen, um einen kleinen Teil des Sperma bis in die Vagina vorzupressen, wo dann die Befruchtung stattfinden kann. Man braucht also bloß anzunehmen, daß das den Ovidukt heruntergleitende Ei in irgendeiner Form diese Druckerhöhung auslöst. Wenn jedoch der Ductus receptaculi lang, eng und vielfach gewunden ist, dann wird der Druck, der ja bei der bedeutenden Festigkeit der Chitinintima gerade in der Samenkapsel nicht allzu große Wirkung haben kann, nicht genügen, um den Samen bis in die Vagina vorzutreiben, sondern er wird ihn nur ein kleines Stück in den Ductus receptaculi zu pressen vermögen. Hier tritt nun die Receptaculardrüse in Funktion. Man sieht ja, daß sie in sehr vielen Fällen gar nicht direkt in die Samenkapsel mündet, sondern in den Ductus receptaculi, meist in der Nähe der Samenkapsel. Das von ihr ausgeschiedene Sekret wird, unterstützt von der Muskulatur ihres Ausführungsganges, den in den Ductus receptaculi vorgepreßten Teil des Spermas vor sich her in die Vagina schieben. Man hatte sich den gesamten Ablauf etwa folgendermaßen vorszustellen: Durch das den Eileiter herabgleitende Ei wird vermutlich auf nervösem Wege auf das Receptaculum seminis ein Reiz ausgeübt, und zwar sowohl auf die Receptaculardrüse als auch auf die Muskelhülle der Samenkapsel oder, wenn eine solche fehlt, auf die abdominale Muskulatur. Höchstwahrscheinlich spielt überhaupt immer, auch bei Vorhandensein einer Muskulatur an der Samenkapsel die Erhöhung des Blutdruckes eine große Rolle. Als Folge dieses Reizes wird auf die Samenkapsel ein Druck ausgeübt und ein kleiner Teil des Samens wird ein Stück in den Ductus receptaculi vorgepreßt. Während dieses Vorganges war die Muskulatur des Ausführungsganges der Receptaculardrüse kontrahiert, nun lockert sie sich und das Sekret der Drüse, die auf den Reiz, der vom Eileiter her ausgeübt wurde, mit plötzlicher, rascher Sekretion geantwortet hat, schiebt das Sperma vor sich her in die Vagina. Mündet die Receptaculardrüse in die Samenkapsel selbst, so wird sich trotzdem an dem Ablauf dieses Vorganges wenig ändern, nur muß sich das Sekret der Receptaculardrüse einen Weg durch das noch in der Samenkapsel ruhende Sperma bahnen. Welche Aufgabe sonst noch das Sekret der Anhangsdrüse zu erfüllen hat, vermag ich nicht zu entscheiden. Daß mit dem Vorwärtsschieben des Samens seine Funktion nicht erschöpft ist, beweisen jene vereinzelten Fälle unter den *Coleoptera*

(*Hister*, *Tenebrio*, *Notoxus*, *Meloë*), wo die Receptaculardrüse sich völlig vom Receptaculum seminis losgelöst hat und selbständig in die Vagina ausmündet. In diesen Fällen genügt offenbar auch, wie bei den Formen, denen die Receptaculardrüse ganz fehlt, der auf die Samenkapsel ausgeübte Druck zum völligen Vorpressen des Samens. Tatsächlich ist in diesen Fällen der Ductus receptaculi immer ziemlich kurz.

Nicht gelöst durch diese Annahme ist allerdings die Frage, wie es bei manchen Insekten, denen eine Receptaculardrüse fehlt, die aber trotzdem einen sehr langen, engen und gewundenen Ductus receptaculi besitzen (z. B. manche *Saltatoria*, *Phasmida* usw.), zum Vortreiben des Spermas kommt. Vermutlich spielt hier das von der Wandung der Samenkapsel abgesonderte Sekret eine Rolle. Wahrscheinlich ist es auch sonst, wenn eine Receptaculardrüse fehlt, von Bedeutung.

Gelegentlich kommt es zur Ausbildung besonderer Vorrichtungen an der Samenkapsel, die das Vorpressen des Samens erleichtern sollen. Hierher gehören vor allem die hakenförmig gekrümmten Samenkapseln mit Kompressionsmuskel, wie sie bei zahlreichen *Coleoptera* und den *Suctoria* vorkommen. Während die netzförmig über die gesamte Samenkapsel verteilte oder in einem Sphinkter ausgebildete Muskulatur bei dem großen Widerstand, den die feste Chitinintima leistet, nur geringen Erfolg haben dürfte, wird der zwischen den beiden Enden der oft bis zur Hufeisenform zusammengekrümmten, hakenförmigen Samenkapsel ausgespannte Kompressionsmuskel auch bei noch so kräftiger Intima infolge der Elastizität des Chitins wesentlich geringeren Widerstand finden und daher mehr zu leisten vermögen. In entsprechender Weise läßt sich bei einigen anderen *Coleoptera* durch Muskeln, die von der Spitze der Samenkapsel zu ihrer Basis verlaufen, der distale Teil der Samenkapsel etwas in den proximalen hineindrücken, wobei an der Übergangsstelle das Chitin relativ dünn und weich ist. Wahrscheinlich gehört hierher auch das sogenannte „Zwischenstück" der *Heteroptera*, indem durch die Muskeln, die vom Rande des Kragens des Zwischenstückes zur Samenkapsel verlaufen, dieser Teil des Ductus receptaculi, der sehr stark chitinisiert ist, in das Lumen der Samenkapsel hineingedrückt wird, so daß das Lumen derselben verkleinert und das Sperma dadurch herausgepreßt wird. Die Annahme, daß es sich bei dem Zwischenstück um einen Verschlußapparat handle, wie sie z. B. LUDWIG (1926) vertritt, kann ich aus folgendem Grunde nicht teilen: Der Ductus receptaculi ist, den Beschreibungen zufolge, im Bereiche des Zwischenstückes etwa ebenso stark chitinisiert wie die Samenkapsel und hier manchmal gerade, manchmal gewunden. Bis es aber durch die Kontraktion der Muskeln zu dem von LUDWIG angenommenen Knick in dem stark chitinisierten Ductus receptaculi kommt, muß vorher bereits ein kräftiger Druck auch auf die Samenkapsel ausgeübt worden sein, der sicherlich zuerst einen Teil des Samens heraus-

preßt. Damit wäre aber mit jedem Verschluß zugleich ein Verlust von Sperma verbunden, denn dadurch, daß dann im Zwischenstück ein Verschluß eintreten soll, müßte der Druck bald aufhören und der Samen würde funktionslos im Ductus receptaculi liegen bleiben. Diese Erklärung der Funktion des Zwischenstückes scheint mir demnach sehr unwahrscheinlich.

Bei gewissen *Coleoptera* (*Haliplidae* und *Dytiscidae*), bei denen es zur regelmäßigen Ausbildung eines Ductus seminalis gekommen ist, hat die Receptaculardrüse eine eigentümliche Wandlung erfahren. Sie stellt hier nicht mehr ein scharf abgesetztes Drüsenfollikel mit besonderem Ausführungsgang dar, sondern liegt als Drüsenpolster dem Ductus seminalis eng an. Wieso es hier gerade zu einem Einpressen des Samens in den Ductus seminalis und nicht in den viel weiteren, ganz einfach ohne jeden Verschlußapparat gebauten Ductus receptaculi kommt, ist noch ganz ungeklärt; einmal in den Ductus seminalis gelangt, wird das Sperma aber wie sonst durch das Sekret des die Receptaculardrüse vertretenden Drüsenpolsters allmählich weitergeschoben werden. Bei *Hydroporus ferrugineus* Steph. mündet außerdem in den Ductus receptaculi ein kurzer, weiter, drüsiger Blindsack, dessen Sekret bei der Kopulation an der Weiterbeförderung des Samens in die Samenkapsel mithelfen dürfte und das jetzt vielleicht ein Hindernis darstellen könnte für das Sperma, das in den Ductus receptaculi gepreßt würde. Die S-förmige Krümmung des Ductus receptaculi dürfte wegen ihrer zu großen Entfernung von der Samenkapsel wohl in dieser Hinsicht ohne Bedeutung sein.

Nachdem nun festgestellt ist, daß für das Vorpressen des Samens aus der Samenkapsel der Blutdruck eine große Rolle spielt, lassen sich eine Reihe von Besonderheiten am Ductus receptaculi bzw. am Ductus seminalis als Schutzmaßnahmen gegen ein Auspressen von Sperma bei rasch vorübergehender Erhöhung des Blutdruckes deuten. Solche Druckstöße, die keineswegs eine Samenentleerung hervorrufen sollen, entstehen vor allem bei den rhythmischen Kontraktionen der abdominalen Muskulatur, die die Atmung bewerkstelligen, auch wird gelegentlich durch die Außenwelt ein solcher Druck ausgeübt werden. Soll er jedoch nicht eine schwere Schädigung des Tieres hervorrufen, so darf er nicht allzu stark und andauernd sein. Die Sicherheitsvorrichtungen am Ductus receptaculi werden also im wesentlichen die Wirkung kurzer, nicht allzu starker Druckstöße aufzuheben haben, während sie dem langandauernden Druck, wie er beim Ausstoßen von Sperma auftritt, kein Hindernis entgegensetzen dürfen. Das einfachste Mittel dazu ist ein sehr langer und sehr enger Ductus receptaculi, in dem die relativ dickflüssige Spermamasse nur langsam vorwärts gepreßt werden kann, so daß es eines länger dauernden Druckes bedarf, um einen Erfolg zu erzielen. Erhöht wird diese Wirkung noch durch eine Spiralwirkung des Ganges, die bis zu einer vollständigen

Aufknäuelung desselben führen kann. In anderen Fällen bleibt der Gang äußerlich scheinbar gerade, jedoch das Lumen in seinem Inneren ist spiralig gewunden. Ein besonderer, durch Muskeln betätigter Verschlußapparat findet sich jedoch bei manchen *Hymenoptera*. Als erster hat Bresslau (1906) diesen Apparat bei *Apis mellifica* L. eingehend beschrieben und eine Deutung zu geben versucht. Er nennt ihn Spermapumpe. Seinen Bau habe ich oben bereits beschrieben und ich gehe daher hier nur auf seine Funktion ein. Nach Bresslau (1906) und Adam (1912) stellt er eine Pumpe dar, die das für die jeweilige Befruchtung bestimmte Sperma aus der Samenkapsel heraussaugt. Durch die Entspannung des kappenförmigen Kompressors schnellt die falzartig eingedrückte Wand des Ductus receptaculi vermöge der Elastizität der die Wandung auskleidenden Chitinintima auf, es entsteht ein Unterdruck, durch den ein kleines Bündel von Spermatozoen aus der Samenkapsel angesaugt wird. Durch successive Kontraktion der einzelnen Fasern des Kompressors wird das Sperma weiter geschoben und gleitet nun, wie beide Autoren ausdrücklich betonen, in dem Sekret der Receptaculardrüse weiter. Woher dieses Sekret aber plötzlich kommt, ist in keiner Weise erklärt. Beim ersten Pumpenhub, wenn ich mich so ausdrücken darf, kann es nicht mitgekommen sein, denn es wird ausdrücklich betont, daß die Pumpe so fein arbeitet, daß nur ganz wenig Spermatozoen, es wird die Zahl 10—12 genannt, angesaugt werden. Sollte gleichzeitig auch das Sekret der Receptaculardrüse angesaugt werden, was von keinem der beiden Autoren angegeben wird, so bestünde die Gefahr, daß einmal bloß Sekret, das andere Mal bloß Samen angesaugt würde. Sind aber zwei aufeinanderfolgende Pumpenhübe nötig, um den Samen und das Sekret herauszupumpen, dann ist nicht einzusehen, auf welche Weise einmal gerade das Sperma, das andere Mal das Drüsensekret angesaugt wird. Kurz zusammengefaßt, es ist durch die Annahme einer Pumpe in keiner Weise erklärlich, wieso Samen und Sekret der Receptaculardrüse immer in annähernd gleichem Verhältnis das Receptaculum seminis verlassen. Dies noch unter der Annahme, daß es sich tatsächlich um eine Pumpe handelt. Es läßt sich jedoch leicht beweisen, daß dieser Apparat als Pumpe überhaupt nicht zu funktionieren vermag. Vor allem fehlt jegliches Ventil, wenn daher beim Erschlaffen des Kompressormuskels die falzartig eingedrückte Wandung des Ductus receptaculi ausschnellt, wird nicht Sperma aus der allseitig geschlossenen Samenkapsel gepumpt, in der dadurch ja ebenfalls ein Unterdruck entstünde, sondern der Druckausgleich findet einfach durch den Ductus receptaculi und die Vagina von der Außenwelt her statt. Daß die Eileiterklappe nicht, wie Bresslau annimmt, als Ventil wirkt, ist daraus mit Sicherheit zu entnehmen, daß bei zahlreichen *Hymenoptera* mit Spermapumpe diese Klappe völlig fehlt (Adam 1912), ohne daß ein Ersatz dafür vorhanden wäre. Dagegen läßt

sich die sogenannte Spermapumpe sehr gut als vervollkommneter Verschlußapparat deuten, der gerade bei den *Hymenoptera*, wo die Weibchen, wie die Bienenkönigin, überaus sparsam mit dem Samen umgehen müssen, sehr verständlich ist. Erst wenn der Verschlußapparat geöffnet ist, kann in ganz entsprechender Weise wie bei den übrigen Insekten die Ausstossung des Samens geschehen, und zwar durch erhöhten Blutdruck — bei Formen mit Sphinkter um die Samenkapsel dürfte dessen Kontraktion die Hauptrolle spielen — und anschließend durch Nachpressen von Sekret der Receptaculardrüse. Die Bilder, die BRESSLAU (1906) durch Fixierung erhielt, lassen sich damit ohne weiteres erklären. Was mich jedoch zuerst veranlaßte, an der BRESSLAUschen Deutung zu zweifeln, ist folgendes: Bei der Deutung als Saugpumpe fällt die Periode der Muskelarbeit mit der Ruheperiode des Apparates zusammen. Seine Haupttätigkeit wird nach dieser Deutung bewirkt durch Erschlaffen der Muskeln. Eine äußerst unökonomische und sonst nirgends im Tierreich durchgeführte Bauweise. Wenn man ihn jedoch als Verschlußapparat ansieht, dann ist eben der Verschluß, hervorgerufen durch die Kontraktion der Muskeln, das Wesentliche, die Periode der Muskelarbeit und der Funktion des Apparates fallen zusammen.

XIII. Zusammenfassung.

1. Die Entwicklung der Geschlechtsausführwege von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. ist folgende: Am Hinterrande des 8. Sternites stülpen sich zwei feine Kanälchen (Primärkanälchen) ein, die unpaare Genitaltasche entsteht teils durch Verschmelzung der Primärkanälchen, teils durch eine unpaare Einsenkung der Hypodermis. In der Genitaltasche entwickelt sich ein Zapfenpaar: die Primitivzapfen. Dann entsteht im 8. Sternit ein Längsspalt, durch den die Genitaltasche in ihrer ganzen Länge mit der Außenwelt in Verbindung tritt. Der Längsspalt schneidet in Form einer Rinne bis zum Vorderrand des 8. Segmentes ein und verbindet sich dort mit der Anlage des 7. Segmentes, die ebenfalls aus einem Paar von Primärkanälchen, die mit den aus den Genitalsträngen sich differenzierenden Ovidukten verschmelzen, und einer unpaaren Einsenkung, der Anlage des Eierganges, besteht. Die Rinne schließt sich zu einem Rohr und stellt die Anlage der Vagina dar. Durch Längsspaltung ihres Lumens entsteht dorsal die Bursa copulatrix und das Receptaculum seminis, ventral die eigentliche Vagina. Eine Verbindung der beiden Lumina an ihrem Vorderende wird zum Ductus seminalis. Schließlich wächst in der Genitaltasche eine unpaare Falte, das 9. Sternit, vor, das sich zwischen das 8. Sternit und die Anlage der Geschlechtsausführgänge einschiebt, so daß diese nun hinter dem 9. Sternit münden. Die Primitivzapfen entwickeln sich zu den Vulvarskleriten.

2. Die Geschlechtsausführwege beider Geschlechter entwickeln sich

vor allem in den ersten Stadien ganz übereinstimmend, erst später treten Verschiedenheiten auf (Spaltung der Primitivzapfen, Entwicklung der Ektadenien und des Ductus ejaculatorius beim Männchen, Auftreten von Anlagen im 8. und 7. Segment beim Weibchen), doch zeigen sich auch späterhin große Ähnlichkeiten in der Entwicklung (Umstülpung der Genitaltasche, schuppenförmiges Auftreten des 9. Sternites), sowie auch im definitiven Bau des Abdomens.

3. In Kapitel IV wird die Literatur über die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsausführwege der Insekten einer kritischen Prüfung unterzogen und Irrtümer, soweit möglich, festgestellt.

4. Es läßt sich meist ein paariger, mesodermaler Abschnitt der Geschlechtsausführwege (Ovidukte) von einem in der Hauptsache ektodermalen unterscheiden.

5. Die mesodermalen Teile entstehen aus den Genitalsträngen mit den Ampullen. Im weiblichen Geschlechte bleiben die Ampullen des 7. Segmentes erhalten, daher setzen sich die Ovidukte an das 7. Sternit an. Die ektodermalen Teile der Geschlechtsausführwege entwickeln sich stets aus sogenannten Anlagen.

6. Es lassen sich zwei Arten von Anlagen unterscheiden: Erstens typische Anlagen, die stets Primärkanälchen besitzen und deren unpaarer Teil sich in einem engbegrenzten Gebiet des zugehörigen Sternites einsenkt. Zweitens die röhrenförmigen Anlagen, die sich in Gestalt von langen Rinnen anlegen, die sich zu Röhren schließen.

7. Die Primärkanälchen werden meist in die unpaare Einsenkung eingeschmolzen, nur die der Anlage des 7. Segmentes bleiben erhalten und verschmelzen mit den Ovidukten. Auch im 9. Segment bleiben sie manchmal erhalten und werden zu den Anhangsdrüsen.

8. Die typischen und rinnenförmigen Anlagen sind gleichwertig.

9. Die Anlagen gleicher Segmente in verschiedenen Insektenordnungen sind homolog, die verschiedener Segmente homonom.

10. Jede Anlage bildet im Prinzip nur den Teil der Geschlechtsausführwege, der in dem betreffenden Segment gelegen ist.

11. Es müssen daher zur Verbindung der Ovidukte mit der Geschlechtsöffnung so viele Anlagen auftreten als Segmente zwischen dem 7. und dem der Geschlechtsöffnung liegen, wobei diese immer aus einer Anlage hervorgeht und auch im 7. Segment stets eine solche gelegen ist, im Maximum als drei Anlagen.

12. Es lassen sich den einzelnen Anlagen bestimmte Abschnitte des unpaaren Geschlechtsausführganges zuordnen.

13. Die Anlage des Segmentes, in dem die Geschlechtsöffnung liegt, ist meist am stärksten entwickelt.

14. Nur in der Anlage des 9. Segmentes können Primitivzapfen auftreten.

15. Bei den *Ephemeroidea* sind die gesamten Geschlechtsausführgänge paarig und mesodermal.

16. Bei den *Dermaptera* bleiben ausnahmsweise auch im weiblichen Geschlechte die Terminalampullen des 10. Segmentes erhalten, die Ovidukte setzen sich daher (wie bei den Männchen) an das 9. Segment an. Es ist daher nur die Anlage des 9. Segmentes entwickelt, die die Ovidukte mit der Geschlechtsöffnung verbindet.

17. Doppelte Geschlechtsöffnungen können auf zweierlei Art entstehen. Entweder sind die Geschlechtsöffnungen auf verschiedenen Segmenten gelegen und haben sich aus verschiedenen Anlagen entwickelt oder sie liegen auf einem Segment und sind durch sekundäre Spaltung der ursprünglich einheitlichen Geschlechtsöffnung entstanden.

18. Sechs verschiedene Fälle der Mündung des Geschlechtsapparates konnten festgestellt werden.

19. Auch viele Anhänge der Geschlechtsausführwege (Receptaculum seminis, Bursa copulatrix, Anhangsdrüsen vieler Formen, Vulvarsklerite) sind an bestimmte Anlagen gebunden.

20. Nur der vordere Teil der mesodermalen Geschlechtsausführwege (Genitalstränge) ist in beiden Geschlechtern homolog, da beim Männchen die Terminalampullen des 10. Segmentes erhalten bleiben, beim Weibchen die des 7.

21. Auch im männlichen Geschlechte entwickeln sich die ektodermalen Abschnitte der Geschlechtsausführwege aus Anlagen, doch da beim Männchen die Genitalstränge sich an das 9. Segment ansetzen, ist immer nur eine Anlage, die des 9. Segmentes, entwickelt.

22. Die Derivate der Anlagen des 7. und 8. Segmentes der Weibchen können daher keine Homologa im männlichen Geschlechte haben.

23. Die Genitaltasche, die Primitivzapfen (Penis und Parameren — Vulvarsklerite) und die Geschlechtsöffnung am 9. Segment sind in beiden Geschlechtern homolog.

24. Der Ductus ejaculatorius ist eine nur dem männlichen Geschlechte eigene Differenzierung der Genitaltasche.

25. Die Anhangsdrüsen der Männchen (Ektadenien) sind den aus den Primärkanälchen der Anlage des 9. Segmentes sich entwickelnden Anhangsdrüsen der Weibchen mancher Insektenordnungen homolog.

26. Bei den *Dermaptera* sind die Geschlechtsausführwege beider Geschlechter vollkommen homolog.

27. Sämtliche älteren abweichenden Homologisierungsversuche lassen sich auf Grund der ontogenetischen Befunde ohne Schwierigkeit als falsch erweisen.

28. Die äußeren Geschlechtsanhänge der Männchen entwickeln sich aus den Primitivzapfen.

29. Im weiblichen Geschlechte lassen sich zwei Arten von Hilfsein-

richtungen für die Eiablage (Legeapparate) am Abdomenende feststellen. Erstens die Legeröhre, die lediglich aus modifizierten Segmenten besteht, und zweitens der Legesäbel, der aus Anhängen des 8. und 9. Sternites (Gonapophysen) aufgebaut wird.

30. Der Legesäbel wird aus zwei oder drei Paaren von Gonapophysen gebildet.

31. Die Gonapophysen treten als paarige, zapfenförmige Hypodermiswucherungen an der Oberfläche der Sternite auf. Die vorderen Gonapophysen entwickeln sich am Hinterrande des 8. Sternites, die inneren und äußeren nahe dem Vorderrande des 9.

32. Außerdem treten am 9. Sternit noch kleine Zäpfchen (Styli) auf, die, wenn äußere Gonapophysen entwickelt sind, an deren Spitze sitzen.

33. Die Styli sind den Styli an den Thoraxbeinen von *Machilis* homolog.

34. Sämtliche drei Paare von Gonapophysen sind lediglich Ausstülpungen der Hypodermis und haben mit Beinen nichts zu tun.

35. Penis und Parameren haben ebenfalls nichts mit abdominalen Extremitäten zu tun und stellen bloß Wucherungen der Hypodermis dar.

36. Die äußeren Geschlechtsanhänge in beiden Geschlechtern (Penis und Parameren — Gonapophysen) sind einander nicht homolog.

37. Die Vulvarsklerite der Weibchen sind dem Penis samt den Parameren der Männchen homolog, da beide sich aus den Primitivzapfen entwickeln.

38. Im Kapitel IX habe ich die Art festgelegt, wie ich eine Anzahl von in der Literatur sehr verschieden verwendeten Termini gebrauche.

39. Im Kapitel X ist alles, was über den Bau der weiblichen Geschlechtsausführgänge und der äußeren Geschlechtsanhänge bekannt ist, zusammengestellt. Eine ganz kurze Zusammenfassung darüber findet sich in Kapitel XI.

40. Die von Handlirsch aufgestellten Überordnungen des Systems der Insekten werden durch das Studium des weiblichen Geschlechtsapparates weitgehend gestützt und lassen sich meist (mit Ausnahme von aberranten Formen) durch den Geschlechtsapparat scharf charakterisieren und voneinander unterscheiden. Nur einige Änderungen werden wahrscheinlich:

41. Die *Diploglossata* gehören nicht zu den *Orthoptera*, sondern zu den *Blattaeformia*.

42. Die *Suctoria* gehören nicht zu den *Panorpoidea*, sondern zu den *Coleopteroidea*.

43. Die *Diptera* dürften in eine eigene Überordnung zu stellen sein.

44. Hinsichtlich der Reihung der einzelnen Überordnungen und ihrer Phylogenie wird größeres Gewicht auf das Vorhandensein oder Fehlen der Gonapophysen gelegt.

45. Das Vorhandensein oder Fehlen der Gonapophysen in den einzelnen Überordnungen ist primär.

46. Es wird angenommen, daß die *Palaeodictyoptera* sich zuerst in zwei Äste spalteten, aus denen sich getrennt die Überordnungen mit und ohne Gonapophysen entwickelten.

47. Es ist entgegen HANDLIRSCH nicht möglich, die *Blattaeformia* und *Coleopteroidea* aus gemeinsamer Wurzel entstehen zu lassen. Abgesehen vom Vorhandensein bzw. Fehlen der Gonapophysen spricht auch der ganz verschiedene Bau des sonstigen Geschlechtsapparates dagegen.

48. Die von HANDLIRSCH aus gemeinsamer Wurzel abgeleiteten *Orthoptera* und *Hymenoptera* stimmen auch im Geschlechtsapparat weitgehend überein.

49. Die großen, methodischen Schwierigkeiten verhindern vorderhand die experimentelle Lösung der Frage der Funktion der einzelnen Teile des weiblichen Geschlechtsapparates, doch ist es möglich, aus dem Bau und den Befunden beim Studium der Morphologie Schlüsse auf die Funktion zu ziehen.

50. Der Lebensweg der Spermatozoen läßt sich in drei Abschnitte teilen: die Entwicklung bis zur Speicherung im männlichen Geschlechtsapparat, die Übertragung und darauffolgende Wanderung bis zur Lagerung im Receptaculum seminis des Weibchens, die Wanderung zum Ei und die Befruchtung desselben.

51. Das Sperma kann bei der Begattung als freier Samen oder in einer Spermatophore übertragen werden.

52. Es lassen sich Spermatophoren mit und ohne konstante Gestalt unterscheiden.

53. Der Bildungsplatz der Spermatophore ist im männlichen Individuum gelegen.

54. Der Durchtritt der Spermatophore durch enge Kanäle wird durch ihre anfängliche Elastizität ermöglicht.

55. Der Samen gelangt bei der Kopulation entweder in das Receptaculum seminis (direkte Samenübertragung) oder aber in einen anderen Raum: Vagina, Bursa copulatrix (indirekte Samenübertragung).

56. Spermatophoren gelangen nie in das Receptaculum seminis, direkte Samenübertragung kann also nur bei freiem Sperma stattfinden.

57. Bei der Begattung wird fast immer wenigstens ein Teil des Penis, wenn ein solcher differenziert ist, in den weiblichen Geschlechtsapparat, hauptsächlich in die Vagina, eingeführt. Ist kein Penis entwickelt, so werden die Geschlechtsöffnungen aufeinandergepreßt.

58. Die Bursa copulatrix nimmt meist, aber nicht immer auch einen Teil des männlichen Kopulationsapparates auf.

59. Bei der direkten Samenübertragung kann ein Teil des männlichen Kopulationsapparates tief in den Ductus receptaculi eingeführt werden.

60. Bei *Dytiscus* allein wird der Penis nicht in den weiblichen Geschlechtsapparat eingeführt.

61. Bei Formen ohne Penis, sowie auch bei *Dytiscus* wird die Spermatophore, wenn eine solche auftritt, der Geschlechtsöffnung nur äußerlich angehängt, sonst ist sie stets in der Bursa copulatrix oder in der Vagina verborgen.

62. Bei der indirekten Samenübertragung wird das Sperma hauptsächlich durch nachdrängendes Sekret der männlichen Anhangsdrüsen, zum Teil wohl auch durch Muskeldruck vorgetrieben.

63. Gelangt der Präputialsack des männlichen Kopulationsapparates in den Raum, in den der Samen bzw. die Spermatophore abgelagert wird, so zieht er sich entsprechend der vorgetriebenen Spermamenge allmählich zurück.

64. Auch bei der direkten Samenübertragung spielt nachdrängendes Anhangsdrüsensekret die Hauptrolle. Vielleicht haben aber auch chemische Reize vom Receptaculum seminis aus eine Bedeutung.

65. Die Entleerung der Spermatophoren ist eine vollkommene und geschieht meist durch Quellung gewisser Teile ihres Inhaltes oder ihrer Wandung.

66. Die Entleerung der Spermatophoren von *Dytiscus* geschieht durch Muskeldruck und ist nur sehr unvollkommen.

67. Die Wanderung der Spermatozoen in das Receptaculum seminis erfolgt auf Grund eines von der Wandung des Receptaculum seminis ausgehenden chemischen Reizes, wahrscheinlich unter Mithilfe von peristaltischen Kontraktionen der Vagina.

68. Zur Lebenderhaltung der Spermatozoen dient Sekret der Wandung des Receptaculum seminis.

69. Bei der Befruchtung wird entweder durch die Muskulatur der Samenkapsel, oder, wenn diese fehlt, durch Erhöhung des abdominalen Blutdruckes ein kleiner Teil des Samens vorgepreßt. Ist der Ductus receptaculi kurz, so genügt dieser Druck, um die Spermatozoen bis zum Ei gelangen zu lassen. Ist er aber lang, so wird die Samenportion durch das Sekret der Receptaculardrüse bis zum Ei vorgetrieben.

70. Für das Auffinden der Micropylen des Eies durch die Spermatozoen spielen chemische Reize eine Rolle.

71. Eine Reihe von Differenzierungen an der Samenkapsel und am Ductus receptaculi lassen sich als Hilfsapparate zum Vorpressen des Sperma deuten.

72. Andere Bildungen am Ductus receptaculi stellen mehr minder wirkungsvolle Verschlußapparate zur Verhütung von irrtümlichem Ausstoßen von Sperma dar. Hierher gehört vor allem die sogenannte Spermapumpe.

XIV. Literaturverzeichnis.

Adam, A.: Bau und Mechanismus des Receptaculum seminis bei den Bienen, Wespen und Ameisen. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **35**, 1 (1912). — **Altson, A. M.:** On the Genital System of *Lyctus brunneus* Steph. with a Note on *Lyctus linearis* Goeze (Col.). J. Linnean Soc. Lond. **35**, 581 (1924). — **Baumann, C.:** Über den Bau des Abdomens und die Funktion des Legeapparates von *Thalessa leucographa* Grav. Zool. Anz. **58**, 149 (1924). — **Berlese, A.:** Fenomeni che accompagnano la fecondatione in taluni Insetti. I. Riv. Patol. veg. **6**, 353 (1898). — Fenomini che accompagnano la fecondatione in taluni Insetti. II. Ebenda **7**, 1 (1899). — Gli Insetti **1**. Milano 1909. — **Blunk, H.:** Das Geschlechtsleben des *Dytiscus marginalis* L. 1. Teil: Die Begattung. Z. Zool. **102**, 169 (1912). — Kleine Beiträge zur Kenntnis des Geschlechtslebens und der Metamorphose der Dytisciden. 1. Teil: *Colymbetes fuscus* L. und *Agabus undulatus* Schrnk. Zool. Anz. **41**, 534 (1913). — Die Entwicklung des *Dytiscus marginalis* L. vom Ei bis zur Imago. 2. Teil: Die Metamorphose (A. Der Habitus der Larve). Z. Zool. **117**, 1 (1918). — Zur Biologie des Tauchkäfers *Cybister lateralimarginalis* Deg. nebst Bemerkungen über *C. japonicus* Sharp, *C. tripunctatus* Oliv. und *C. brevis* Aubé. 2. Teil: Das Geschlechtsleben und die Metamorphose. Zool. Anz. **55**, 93 (1922). — Die Entwicklung des *Dytiscus marginalis* L. vom Ei bis zur Imago. 2. Teil: Die Metamorphose (B. Das Larven- und Puppenleben). Z. Zool. **121**, 171 (1924). — **Bordas, L.:** Recherches anatomiques, histologiques et physiologiques sur les organes appendiculaires de l'appareil reproducteur femelle des Blattes (*Periplaneta orientalis* L.). Ann. des Sci. natur., 9. sér. (Zool.). Paris 1909. — **Börner, C.:** Zur Klärung der Beingliederung der Ateloceraten. Zool. Anz. **27**, 226 (1904). — Die Gliedmaßen der Arthropoden. In: Lang, A., Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. **4**, 649. Jena 1920. — **Böving, A. G.:** Studies relating on the anatomy, the biological adaptations and the mechanism of ovipositor in the various genera of Dytiscidae. Internat. Rev. d. Hydrobiol. **5** (Suppl.), 128 (1912/13). — **Brauer:** Beiträge zur Kenntnis des inneren Baues und der Verwandlung der Neuroptera. Verh. zool.-bot. Ver. Wien, **4**, 466, 704 (1854). — **von der Brelje, R.:** Die Anhangsorgane der weiblichen Geschlechtsorgane der Stechmücken (Culicidae). Zool. Anz. **61**, 73 (1924). — **Bresslau, E.:** Der Samenblasengang der Bienenkönigin. Zool. Anz. **29**, 299 (1906). — **Brüel, L.:** Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsausführwege samt Annexen von *Calliphora erythrocephala*. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **10**, 511 (1897). — **Buchner, P.:** Ergebnisse der Symbioseforschung. 1. Teil: Die Übertragungseinrichtungen. Erg. Biol. **4**, 1 (1928). — **Bugnion, E.:** Geschlechtsorgane der Insekten. In: Lang, A., Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere **4**, 532. Jena 1920. — **Buhlmann:** Das Chitinskelett. In: Korschelt, E., Bearbeitung einheimischer Tiere. 1. Monographie: Der Gelbrand *Dytiscus marginalis* L. **1**, 16. Leipzig 1923. — **Chadima, I.:** Über die Homologie zwischen den männlichen und weiblichen äußeren Sexualorganen der Orthoptera Saltatoria Latr. Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark **1872**. 25. — **Chapman, T. A.:** *Micropteryx* entitled to ordinal rank: Order Zeugloptera, Trans. Entomol. Soc. Lond. **1916**, 310. — **Cholodkovsky, N.:** Über den Geschlechtsapparat von *Nematois metallicus* Pod. Z. Zool. **42**, 559 (1885). — Studien zur Entwicklungsgeschichte der Insekten. Z. Zool. **48**, 89, 301 (1889). — On the Morphology and Phylogeny of Insects. Ann. of Nat.-Hist., 6. Ser., **10**, 429 (1892). — Über den weiblichen Geschlechtsapparat einiger viviparer Fliegen. Zool. Anz. **33**, 367 (1908). — **Deegener, P.:** Geschlechtsorgane. In: Schröder, C., Handbuch der Entomologie **1**, 466 . Jena 1928. — **Demandt, C.:** Der Geschlechtsapparat von *Dytiscus marginalis* L. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. Z. Zool. **103**, 171 (1912). — **Dewitz, H.:** Über Bau und Entwicklung des Stachels und der Legescheide einiger Hymenopteren und der grünen Heuschrecke. Ebenda

25, 174 (1875). — Über Bau und Entwicklung des Stachels der Ameisen. Ebenda **28**, 527 (1877). — **Dobzhansky, T.:** Die weiblichen Generationsorgane der Coccinelliden als Artmerkmal betrachtet (Col.). Entomol. Mitt. **13**, 18 (1924). — **Doyère, L.:** Observations anatomiques sur les organes de la génération chez la Cigale femelle. Ann. des Sci. natur. (Zool.) **7** (1837). — **Drenkelfort, H.:** Neue Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie von *Siphlurus lacustris* Eaton. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **29**, 527 (1910). — **Dufour:** Recherches sur l'anatomie et l'histoire naturelle de l'*Osmylus maculatus*. Ann. des Sci. natur., 3. sér. (Zool.) **9** (1848). — **Eaton, A. E.:** Remarks upon the Homologies of the Ovipositor. Trans. Entomol. Soc. Lond. **1868**, 141. — **Ekblom, T.:** Morphological and Biological Studies of the Swedish Families of Hemiptera-Heteroptera. Zool. Bidrag Uppsala **10**, 31 (1926). — **Enderlein, G.:** Über die Morphologie, Gruppierung und systematische Stellung der Corrodentien. Zool. Anz. **26**, 423 (1903). — **Escherich, K.:** Beitrag zur Morphologie und Systematik der Coleopteren-Familie der Rhysodiden. Wien. entomol. Ztg **17**, 41 (1898). — Zur Anatomie und Biologie von *Paussus turcicus* Friv. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Myrmecophilie. Zool. Jb., Abt. Syst. **12**, 27 (1899). — Die Ameise, 2. Aufl. Braunschweig 1917. — **Evans, A. M.:** On the Genital Armature of the Female Tsetse-Flies (*Glossina*). Ann. trop. Med. **13**, 31. Liverpool 1919. — **Ext, W.:** Beiträge zur Kenntnis des Rapsglanzkäfers, *Meligethes aeneus* Fabr. Arch. Naturgesch. **86**, 22 (1920). — **Fenard, A.:** Sur les annexes internes de l'appareil génital femelle des Orthoptères. C. r. Acad. Sci. Paris **122**, 1137 (1896). — Recherches sur les organes complémentaires internes de l'appareil génital des Orthoptères. Bull. Sci. France et Belg. **29**, 390 (1897). — **Forel, A.:** Der Giftapparat und die Analdrüsen der Ameisen. Z. Zool. **30** (Suppl.-Bd.), 28 (1878). — **Franz, H.:** Morphologische und phylogenetische Studien an *Carabus* L. und den nächstverwandten Gattungen. Z. Zool. **135**, 163 (1929). — **Frühauf, E.:** Legeapparat und Eiablage bei Gallwespen (Cynipiden). Ebenda **121**, 656 (1924). — **Ganglbauer, L.:** Die Käfer von Mitteleuropa. 4 Bde. Wien 1892—1904. — **Ganin, M.:** Beiträge zur Erkenntnis der Entwicklungsgeschichte bei den Insekten. Ebenda **19**, 381 (1869). — **Goldschmidt, R.:** Untersuchungen über Intersexualität. Z. Abstammgslehre **23**, 1 (1920). — Weitere morphologische Untersuchungen zum Intersexualitätsproblem. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 8, 62 (1927). — **Große, F.:** Beiträge zur Kenntnis der Mallophagen. Z. Zool. **42**, 530 (1885). — **Haase, E.:** Die Zusammensetzung des Körpers der Schaben (Blattidae). Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. **1889**, 128. — **Hagen:** Die Entwicklung und der innere Bau von *Osmylus*. Linnaea entomol. **7** (1852). — **Handlirsch, A.:** Die Verwertung überschüssiger Spermatozoen im Organismus weiblicher Insekten. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, **50**, 105 (1900). — Zur Morphologie des Hinterleibes der Odonaten. Ann. naturhist. Hofmus. Wien **18**, 117 (1903). — Bemerkungen zu der Arbeit des Herrn Prof. Dr. Heymons über die Abdominalanhänge der Libellen. Ebenda **19**, 59 (1904). — Die fossilen Insekten. 2 Bde. Leipzig 1906—08. — Systematik der Insekten. In: Schröder, C., Handbuch der Entomologie, **3**. Jena 1924. — Insecta. In: Kükenthal, W., Handbuch der Zoologie **4**, 403. Berlin u. Leipzig 1926—30 (soweit erschienen). — Der Bau des Insektenkörpers und seiner Anhänge. In: Schröder, C., Handbuch der Entomologie **1**, 1186 (1928). — **Hansen, H. I.:** Zur Morphologie der Gliedmaßen und Mundteile bei Crustaceen und Insekten. (Vorl. Mitt.) Zool. Anz. **16**, 193, 201 (1893). — **Harman, M. T.:** The reproductive System of *Apotettix eurycephalus* Hancock. J. Morph. a. Physiol. **41**, 217 (1925). — **Harnisch, W.:** Über den männlichen Begattungsapparat einiger Chrysomeliden. Z. Zool. **114**, 1 (1915). — **Heberdey, R. F.:** Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des männlichen Geschlechtsapparates der Coleopteren. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **10**, 533 (1928). — **Heymons, R.:** Die Entwicklung der weiblichen Geschlechts-

organe von *Phyllodromia* (*Blatta*) *germanica* L. Z. Zool. **53**, 434 (1892). — Die Segmentierung des Insektenkörpers. Abh. preuß. Akad. Wiss. Physik.-math. Kl. Berlin 1895 (a). — Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena 1895 (b). — Zur Morphologie der Abdominalanhänge bei den Insekten. Morph. Jb. **24** (1896 a). — Über die abdominalen Körperanhänge der Insekten. Biol. Zbl. **16**, 854 (1896 b). — Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Anhang zu den Abh. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. Berlin 1896 (c). — Über die Lebensweise und Entwicklung von *Ephemera vulgata* L. Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. **1896** (d). — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina* L. Z. Zool. **57**, 583 (1897 a). — Bemerkungen zu den Anschauungen Verhoeffs über die Abdominalanhänge der Insekten. Zool. Anz. **20**, 401 (1897 b). — Bemerkungen zu dem Aufsatz Verhoeffs: „Noch einige Worte über Segmentanhänge bei Insekten und Myriopoden". Ebenda **21**, 173 (1898). — Der morphologische Bau des Insektenabdomens. Zool. Zbl. **6**, 537 (1899 a). — Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten. Verh. ksl. Leopold-Carol. dtsch. Akad. Naturforsch. Halle (Nova acta) **74**, 353 (1899 b). — Die Hinterleibsanhänge der Libellen und ihrer Larven. Ann. naturhist. Hofmus. Wien **19**, 21 (1904). — Über den Genitalapparat und die Entwicklung von *Hemimerus talpoides* Walk. Zool. Jb. (Supplementa) **15**, 139 (1912). — Über die Morphologie des weiblichen Geschlechtsapparats der Gattung *Scarabaeus* L. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **18**, 536 (1930). — **Heymons, R., v. Lengerken, H.,** unter Mitwirkung von **Bayer, M.:** Studien über die Lebenserscheinungen der Silphini (Coleopt.). 1. *Silpha obscura* L. Ebenda **6**, 287 (1926). — **Hirschler, J.:** Embryogenese der Insekten. In: Schröder, C., Handbuch der Entomologie **1**, 570. Jena 1928. — **Holmgren, N.:** Beiträge zur Kenntnis der weiblichen Geschlechtsorgane der Cicadarien. (Vorl. Mitt.) Zool. Jb., Abt. Syst. **12**, 403 (1899). — Über vivipare Insekten. Ebenda **19**, 431 (1904). — Termitenstudien. 1. Anatomische Untersuchungen. Kon. Sv. vet. Akad. Hdl. **44** (1909). — **Horst, A.:** Zur Kenntnis der Biologie und Morphologie einiger Elateriden und ihrer Larven. Arch. Naturgesch. 88, 1 (1922). — **Imms, A. D.:** A general textbook of Entomology. London 1925. — **Jackson, W. H.:** Studies on the Morphology of the Lepidoptera. I. Zool. Anz. **12**, 622 (1889 a). — Studies on the Morphology of the Lepidoptera. Trans. Linnean Soc. Lond., 2. Ser. (Zool.) **5**, 143 (1899 b). — **Jordan, K.:** Anatomie und Biologie der Physapoda. Z. Zool. **47**, 541 (1888). — **Kadyi, H.:** Beitrag zur Kenntnis der Vorgänge beim Eierlegen der *Blatta orientalis*. Zool. Anz. **2**, 632 (1879). — **Kerkis, J.:** Zur Kenntnis des inneren Geschlechtsapparates der wasserbewohnenden Hemiptera-Heteroptera. Rev. Russe d'Entomol. **20**, 296 (1926). — **Klapálek, F.:** Über die Geschlechtsteile der Plecopteren, mit besonderer Rücksicht auf die Morphologie der Genitalanhänge. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **105**, 683 (1896). — Die Morphologie der Genitalsegmente und Anhänge bei Trichopteren. Acad. Sci. Prag. Bull. internat. 8, 161 (1904 a). — Über die Gonopoden der Insekten und die Bedeutung derselben für die Systematik. Zool. Anz. **27**, 449 (1904 b). — Noch einige Bemerkungen über die Gonopoden der Insekten. Ebenda 28, 255 (1905). **Klocke, F.:** Beiträge zur Anatomie und Histologie der Thysanopteren. Z. Zool. **128**, 1 (1926). — **Koch, M.:** Die postembryonale Entwicklung der weiblichen Genitaldrüsen und ihrer Ausführungsgänge von *Psychoda alternata* Say. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **14**, 1 (1929). — **Kolbe, H. I.:** Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893. — **Korschelt, E.:** Bearbeitung einheimischer Tiere. 1. Monographie: Der Gelbrand *Dytiscus marginalis* L. 2 Bde. Leipzig 1924. — **Korschelt, E. u. Heider, K.:** Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1893. — **Kosminsky, P. u. Golowinskaja, X.:** Zur Morphologie des Geschlechtsapparates der Lepidopteren. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **15**, 459

(1929). — **Kowalevsky, A.:** Beiträge zur Kenntnis der nachembyonalen Entwicklung der Musciden. I. Z. Zool. **45**, 542 (1887). — **Kramer, P.:** Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gattung *Philopterus* Nitsch. Ebenda **19**, 454 (1869). — **Kraepelin, C.:** Untersuchungen über den Bau, Mechanismus und Entwicklungsgeschichte des Stachels der bienenartigen Tiere. Ebenda **23**, 289 (1873). — **Kükenthal, W.:** Handbuch der Zoologie, herausgeg. von T. Krumbach, 8 Bde. 1923—30 (soweit erschienen). — **Kulagin, N.:** Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von *Platygaster*. Z. Zool. **63**, 195 (1898). — Der Bau der weiblichen Geschlechtsorgane bei *Culex* und *Anopheles*. Ebenda **69**, 578 (1901). — **Landois, L.:** Untersuchungen über die auf dem Menschen schmarotzenden Pediculinen. I. Anatomie des *Phthirius inguinalis* Leach. Ebenda **14**, 1 (1864). — Anatomie des Hundeflohes (*Pulex magnus* Dugés) mit Berücksichtigung verwandter Arten und Geschlechter. Verh. ksl. Leopold-Carol. dtsch. Akad. Naturforsch. Halle (Nova acta) **33**, 1 (1867). — Anatomie der Bettwanze (*Cimex lectularius* L.) mit Berücksichtigung verwandter Hemipterengeschlechter. I. Z. Zool. **18**, 206 (1868). — Anatomie der Bettwanze (*Cimex lectularius* L.) mit Berücksichtigung verwandter Hemipterengeschlechter. II. Ebenda **19**, 206 (1869). — **v. Lengerken, H.:** Zur Morphologie des Coleopterenabdomens. Zool. Anz. **63**, 41 (1925). — **Leydig, F.:** Zur Anatomie der Insekten. Müllers Arch. Anat. u. Physiol. **1859**, 33, 149. — Der Eierstock und die Samentasche der Insekten. Zugleich ein Beitrag zur Lehre von der Befruchtung. Verh. ksl. Leopold.-Carol. dtsch. Akad. Naturforsch. Halle (Nova acta) **33** (1867). — **Ludwig, W.:** Untersuchungen über den Copulationsapparat der Baumwanzen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **5**, 291 (1926). — **Marshall, W.** u. **Severin, H.:** Über die Anatomie der Gespenstheuschrecke *Diapheromera femorata* Say. Arch. Biontol. **1**, 216 (1906). — **Mayer, P.:** Anatomie von *Pyrrhocoris apterus* L. I. Müllers Arch. Anat. u. Physiol. **1874**. — Anatomie von *Pyrrhocoris apterus* L. II. Ebenda **1875**. — **Meisenheimer, I.:** Geschlecht und Geschlechter im Tierreich. I. Die natürlichen Beziehungen. Jena 1921. — **Melanger, A. L.:** Notes on the Structure and Development of *Embia texana*. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **4**, 99 (1903). — **Miall, L. C.** u. **Taylor, T. H.:** The structure and Life-history of the Holly-fly. Trans. entomol. Soc. Lond. **1907**, 259. — **Morgan, A. H.:** A Contribution to Biology of May-Flies. Ann. Entomol. Soc. Amer. **6**, 371 (1913). — **Nassonow:** Welche Insekten-Organe dürften homolog den Segmentalorganen der Würmer zu halten sein? Biol. Zbl. **6**, 458 (1886/87). — **Newell, A. G.:** The Comparative Morphology of the Genitalia of Insects. Ann. Entomol. Soc. Amer. **11**, 109 (1918). — **Nonidez, J. F.:** The internal Phenomena of Reproduktion in *Drosophila*. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **39**, 207 (1920). — **Nusbaum, J.:** Zur Entwicklungsgeschichte der Ausführgänge der Sexualdrüsen bei den Insekten. Zool. Anz. **5**, 637 (1882). — **Packard, A. S.:** Observations on the Development and Position of the Hymenoptera, with Notes on the Morphology of Insects. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. **10**, 279 (1866). — On the Structure of the Ovipositor and Homologous Parts in the Male Insect. Ebenda **11**, 393 (1868). — **Palmén, J. A.:** Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. Helsingfors 1884. — **Pampel, W.:** Die weiblichen Geschlechtsorgane der Ichneumoniden. Z. Zool. **108**, 290 (1913). — **Petersen, W.:** Beiträge zur Morphologie der Lepidopteren. Mém. Acad. Sc. St. Petersbourg (ser. 7) **9** (1900). — Über die Spermatophoren der Schmetterlinge. Ebenda 88, 117 (1907). — **Philpott, A.:** The Genitalia in *Sabatinca* and Allied Genera (Lepidoptera Homoneura) with some Observations on the same Structures in the Mecoptera. Trans. entomol. Soc. London **1923**, 347. — Notes on the Female Genitalia in the Micropterygoidea. Ebenda **75**, 319 (1927). — **Pruthi, H. S.:** On the Development of the Ovipositor and the Efferent Genital Ducts of *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera), with Remarks on the Comparison of the latter Organs in the two Sexes. Proc. zool. Soc. Lond.

1924, 869. — Homologies of the Genital Ducts of Insects. Nature (Lond.) **115**, 763 (1925). — **Quast, M.:** Beiträge zur Kenntnis der Samenübertragung bei *Ephestia kühniella* Zeller. Arch. Naturgesch. **86**, 70 (1920). — **van Rees, I.:** Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **3**, 1 (1888). — **Regen, J.:** Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Spermatophore von *Liogryllus campestris* L. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl., Abt. 1, **133**, 347 (1924). — **Reichardt, H.:** Untersuchungen über den Genitalapparat der Asiliden. Z. Zool. **135**, 257 (1929). — **Rethfeldt, C.:** Die Viviparität bei *Chrysomela varians* Schaller. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **46**, 245 (1924). — **Rittershaus, K.:** Studien zur Morphologie und Biologie von *Phyllopertha horticola* L. und *Anomala aenea* Geer. (Coleopt.). Z. Morph. u. Ökol. Tiere 8, 271 (1927). — **Schepotieff, A.:** Studien über niedere Insekten. Zool. Jb., Abt. Syst. **28**, 121 (1910 a). — Neue Arbeiten über niedere Insekten. Zool. Zbl. **17**, 129 (1910 b). — **Schimmer, F.:** Beitrag zu einer Monographie der Gryllodeengattung *Myrmecophila* Latr. Z. Zool. **93**, 409 (1909). — **Schneider, A.:** Die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insekten. Zool. Beitr. 1, 257 (1885). — **Schröder, C.:** Handbuch der Entomologie, 3 Bde. Jena 1924 bis 1929. — **de Sinéty, R.:** Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. Cellule **19**, 119 (1901). — **Spett, G.** u. **Lewitt, M.:** Zur Kenntnis des inneren Geschlechtsapparates der Blattkäfer (Coleoptera, Chrysomelidae). Wien. entomol. Ztg. **42**, 39 (1925). — **Stammer, H. I.:** Die Symbiose der Lagriiden (Coleoptera). Z. Morph. u. Ökol. Tiere **15**, 1 (1929). — **Stein, F.:** Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten. 1. Monographie: Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. Berlin 1847. — **Stitz, H.:** Der Genitalapparat der Mikrolepidopteren. 2. Der weibliche Apparat. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **15**, 385 (1902). — Zur Kenntnis des Genitalapparates der Trichopteren. Ebenda **20**, 277 (1904). — Zur Kenntnis des Genitalapparates der Panorpaten. Ebenda **26**, 537 (1908). — Zur Kenntnis des Genitalapparates der Neuropteren. Ebenda **27**, 377 (1909). — **Strindberg, H.:** Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Mallophagen. Z. Zool. **115**, 382 (1916). — Studien über die ectodermalen Teile der Geschlechtsorgane einiger Mallophagengattungen. Zool. Anz. **48**, 84 (1917). — Typstudien über die Geschlechtsorgane einiger Mallophagengattungen. Z. Zool. **117**, 591 (1918). — Die Geschlechtsorgane von *Ornithobius bucephalus* Gieb. und *Goniodes falcicornis* N. Zool. Anz. **50**, 219 (1919). — **Sturtevant, A. H.:** The seminal Receptacles and accessory Glands of the Diptera with special Reference to the Acalypterae. J. New York entomol. Soc. **33**, 195 (1925). — **Tanner, V. M.:** A Preliminary Study of the Genitalia of Female Coleoptera. Trans. amer. entomol. Soc. **53**, 5 (1927). — **Tiegs, O. W.:** Researches on the Insect Metamorphosis. Part 1: On the Structure and Postembryonic Development of a Chalcid Wasp, *Nasonia*. Trans. roy. Soc. South Australia **46**, 319 (1922). — **Tillyard, R. J.:** The Biology of Dragonflies. Cambridge 1917. — On the Morphology and systematic Position of the Family Micropterygidae (Sens. Lat.). J. Linnean Soc. N.S.W. **44**, 95 (1919). — On the Larva and Pupa of the Genus *Sabatinca* (Order Lepidoptera, Family Micropterygidae). Trans. entomol. Soc. Lond. **1922**, 437. — **Unwin, E. E.:** The Vinegar-fly (*Drosophila funebris*). Ebenda **1907**, 285. — **Uzel, H.:** Monographie der Ordnung Thysanoptera. Königgrätz 1895. — **Verhoeff, C.:** Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente der weiblichen Hemiptera-Heteroptera und -Homoptera. Verh. naturforsch. Ver. Bonn **50**, 307 (1893 a). — Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente, insbesondere den Legeapparat der weiblichen Coleoptera. Dtsch. entomol. Z. **1893** (b), 209. — Zur Kenntnis der vergleichenden Morphologie des Abdomens der weiblichen Coleoptera. Ebenda **1894** (a), 177. — Vergleichende Morphologie des Abdomens männlicher und weiblicher Lampyriden, Canthariden und Malachiden,

untersucht auf Grund der Abdominalsegmente, Copulationsorgane, Legeapparate und Dorsaldrüsen. Arch. Naturgesch. **60**, 129 (1894 b). — Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der Coccinelliden und über die Hinterleibsmuskulatur von *Coccinella*, zugleich ein Versuch, die Coccinelliden anatomisch zu begründen und natürlich zu gruppieren. Ebenda **61**, 1 (1895 a). — Vergleichend-morphologische Untersuchungen über das Abdomen der Endomychiden, Erotyliden und Languriiden (im alten Sinne) und über die Muskulatur des Kopulationsapparates von *Triplax*. Ebenda **61**, 213 (1895 b). — Über das Abdomen der Scolytiden, ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie des Hinterleibs der Coleopteren. Ebenda **62**, 109 (1896 a). — Zur Morphologie der Segmentanhänge bei Insekten und Myriopoden. Zool. Anz. **19**, 378, 385 (1896 b). — Bemerkungen über abdominale Körperanhänge bei Insekten und Myriopoden. Ebenda **20**, 293 (1897). — Noch einige Worte über Segmentanhänge bei Insekten und Myriopoden. Ebenda **21**, 32 (1898). — Zur vergleichenden Morphologie der Coxalorgane und Genitalanhänge der Tracheaten. Ebenda **26**, 60 (1903). — Zur vergleichenden Morphologie und Systematik der Japygiden. Arch. Naturgesch. **70**, 63 (1904 a). — Zur vergleichenden Morphologie und Systematik der Embiiden. Verh. ksl. Leopold.-Carol. dtsch. Akad. Naturforsch. Halle (Nova acta) **82** (1904 b). — Zur vergleichenden Morphologie des Coleopteren-Abdomens und über den Copulationsapparat des *Lucanus cervus*. Zool. Anz. **47**, 354 (1916). — Zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der Coleopteren und über die phylogenetische Bedeutung desselben. Z. Zool. **117**, 130 (1917). — **Verson, E. u. Bisson, E.:** Die postembryonale Entwicklung der Ausführgänge und der Nebendrüsen beim männlichen Geschlechtsapparat von *Bombyx mori*. Ebenda **61**, 318 (1896 a). — Die postembryonale Entwicklung der Ausführgänge und der Nebendrüsen beim weiblichen Geschlechtsapparat von *Bombyx mori*. Ebenda **61**, 660 (1896 b). — **Vogel, R.:** Bemerkungen zum weiblichen Geschlechtsapparat der Küchenschabe (*Periplaneta orientalis* L.). Zool. Anz. **64**, 56 (1925). — **Wagner, J.:** Notice on insects with a double receptaculum seminis. Ebenda **27**, 148 (1903). — **Walker, E. M.:** The terminal abdominal Structures of orthopteroid Insects: A phylogenetic Study. Ann. entomol. Soc. Amer. **12**, 267 (1919). — **Wandolleck, B.:** Zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der weiblichen Käfer. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **22**, 477 (1906). — **Weber, H.:** Biologie der Hemipteren. Biologische Studienbücher. XI. Berlin 1930. — **van der Weele, H. W.:** Morphologie und Entwicklung der Gonapophysen der Odonaten. Tijdschr. Entomol. **49**, 99 (1906). — **Werfelscheid, H.:** Über die Biologie und Anatomie von *Plea minutissima* Leach. Zool. Jb., Abt. Syst. **32**, 388 (1912). — **Wesché, W.:** The Genitalia of both the Sexes in Diptera, and their Relation to the Armature of the Mouth. Trans. Linnean Soc. Lond., 2. Ser., **9**, 339 (1906). — **Wesenberg-Lund, C.:** Insectlivet i ferske vande. Kopenhagen 1915. — **Wheeler, W. M.:** A Contribution to Insect Embryology. J. Morph. a. Physiol. 8 (1893). — **Willimzik, E.:** Über den Bau der Ovarien verschiedener coprophager Lamellicornier und ihre Beziehung zur Brutpflege. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **18**, 669 (1930). — **Witlaczil, E.:** Zur Anatomie der Aphiden. Arb. zool. Inst. Wien **4** (1881). — Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Z. Zool. **40**, 559 (1884). — Die Anatomie der Psylliden. Ebenda **42**, 569 (1885 a). — Zur Morphologie und Anatomie der Cocciden. Ebenda **43**, 149 (1885 b). — **Zacher, F.:** Studien über das System der Protodermapteren. Zool. Jb. Abt. Syst. **30**, 303 (1911). — **Zander, E.:** Beiträge zur Morphologie des Stachelapparates der Hymenopteren. Z. Zool. **66**, 289 (1899). — Der Stilplan des männlichen Genitalapparates der Hexapoden. Habilitationsschrift, Erlangen 1903. — **Zick, K.:** Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklungsgeschichte der Genitalorgane bei Lepidopteren. Z. Zool. **98**, 430 (1911).

Printed in Germany.

Über die Mechanik des Herzschlages bei Cladoceren

Eine Analyse mit Hilfe der Mikrozeitlupe

Von

Otto Storch

Mit 8 Textabbildungen

Sonderabdruck aus

Zeitschrift für vergleichende Physiologie

(Abt. C der Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie)

14. Band, 4. Heft

(Abgeschlossen am 15. Juli 1931)



Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin

1931

Die **Zeitschrift für vergleichende Physiologie**

steht offen Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der allgemeinen Physiologie und der speziellen Tierphysiologie, soweit die Ergebnisse als Bausteine zu einer vergleichenden Physiologie gewertet werden können.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung in zwanglosen einzeln berechneten Heften; mit 40 bis 50 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Das Honorar beträgt M. 40.— für den 16seitigen Druckbogen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihren Arbeiten, wenn sie nicht mehr als 24 Druckseiten Umfang haben, 100 Sonderabdrücke, von größeren Arbeiten 60 Sonderabdrücke unentgeltlich. Doch bittet die Verlagsbuchhandlung, nur die zur tatsächlichen Verwendung benötigten Exemplare zu bestellen. Über die Freiexemplarzahl hinaus bestellte Exemplare werden berechnet. Die Mitarbeiter werden jedoch in ihrem eigenen Interesse ersucht, die Kosten vorher vom Verlage zu erfragen.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. K. v. Frisch, München, Zoologisches Institut der Universität, Neuhauserstraße 51

oder an

Professor Dr. A. Kühn, Göttingen, Zoologisches Institut der Universität, Bahnhofstraße 28.

Die Herausgeber

v. Frisch Kühn

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin W 9, Linkstr. 23/24

Fernsprecher: Sammel-Nrn. Kurfürst 6050 u. 6326. Drahtanschrift: Springerbuch-Berlin

Reichsbank-Giro-Konto und Deutsche Bank, Berlin, Dep.-Kasse C.

---

14. Band.

Inhaltsverzeichnis.

4. Heft

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Graz.)

ÜBER DIE MECHANIK DES HERZSCHLAGES BEI CLADOCEREN[1].
EINE ANALYSE MIT HILFE DER MIKROZEITLUPE.

Von

OTTO STORCH.

Mit 8 Textabbildungen.

(*Eingegangen am 21. März 1931.*)

Über die Mechanik der Herztätigkeit bei Cladoceren fehlen noch eingehendere Beobachtungen, obwohl diese Tiere infolge der Durchsichtigkeit ihres Körpers und bei der für ein Studium am lebenden Objekt günstigen Lage ihres Herzens gerade für eine solche Untersuchung recht geeignet zu sein scheinen. Daß in dieser Beziehung noch nicht mehr bekannt geworden ist, liegt offenbar daran, daß der Herzschlag mit einer ziemlichen Frequenz erfolgt. Dadurch fällt es schwer, die genaueren Veränderungen eines Herzens während einer ganzen Pulsationsdauer mit Bestimmtheit erkennen und so über die Mechanik ihrer Herztätigkeit bündige Schlüsse ziehen zu können. Ich habe es einigen mikroskopischen Zeitlupenaufnahmen, die mir gelungen sind, zu danken, daß ich unsere Kenntnisse darüber zu erweitern in der Lage bin, und will im nachfolgenden über diejenigen Punkte in Bezug auf die Herztätigkeit der Cladoceren berichten, in denen ich mit Hilfe der Mikrozeitlupenaufnahmen zu einer Klarheit gekommen bin.

Es ist bekannt, daß das Herz bei allen Cladoceren — mit einer einzigen Ausnahme (*Sida*) — tönnchen- oder sackförmig ist, vorn die Aortenöffnung besitzt und seitlich mit einem Paar Ostien ausgestattet ist. Es ist das einzige Kreislauforgan, das Blut bewegt sich im Körper in Lakunen, Gefäße fehlen. Das Herz besteht aus einer zarten, bindegewebigen Membran (Intima), der im allgemeinen quer verlaufende, ringförmige Muskeln aufgelagert sind, die Constrictores cordis. Es existiert eine einzige genauere Beschreibung eines Cladocerenherzens, in der auch auf die Mechanik seiner Tätigkeit eingegangen wird; sie stammt von AUG. WEISMANN (1874) und betrifft das Herz von *Leptodora kindtii* (FOCKE). Es ist leicht bei jedem Cladocerenherzen zu beobachten, daß die Zusammenziehung, die Systole, des Herzens bei geschlossenen Ostien und geöffneter

[1] Mit Unterstützung der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft.

Aortenöffnung erfolgt und so das Blut in den Vorderkörper gepreßt wird. Die Diastole dagegen vollzieht sich bei geschlossener Aortenöffnung und bei göffneten Ostien, in dieser Phase füllt sich das Herz wieder mit Blut auf, das aus der hinteren Körperregion und aus der Schale durch die Ostien in das Herz eingesaugt wird.

Daß die Zusammenziehung des Herzens durch die Herzkonstriktoren erfolgt, ist klar. Auch der Verschlußmechanismus der vorderen Aortenöffnung ist verhältnismäßig leicht verständlich. Weismann hat ihn genauer bei *Leptodora* beschrieben und auch bei anderen Cladocerenherzen sind gleiche Vorrichtungen mehr oder weniger deutlich zu erkennen (siehe z. B. Claus 1876). Während der Diastole legt sich ein breites Blatt, das mit der dorsalen Herzwand verwachsen ist, vor die Aortenöffnung und verschließt sie. In der Systole hebt sich dieses Blatt ab und gibt die Aortenöffnung frei. Zarte Bindegewebsfäden, die an der Klappe befestigt sind, verhindern einerseits, daß die Klappe in der Diastole sich in das Herz hinein umschlägt, andererseits ein zu starkes Umschlagen nach vorn, wenn die Klappe in der Systole durch den Blutstoß vom Herzen her aufgestoßen wird.

Nicht sichergestellt ist dagegen die Art und Weise, wie die Erweiterung des Herzens durchgeführt wird. Weismann hat dafür besondere „Flügelmuskeln" verantwortlich gemacht, die sich an das hintere Herzende von oben und unten her ansetzen, und noch auf eine Anzahl weiterer feiner Fäden hingewiesen, die weiter vorn an das Herz herantreten. Er hält sie für die Dilatatoren des Herzens, wenngleich er bei all diesen Bändern, wie er selbst ausdrücklich hervorhebt, eine Querstreifung nicht feststellen konnte. Bei den Konstriktoren ist dagegen, wie bekannt sein wird, eine Querstreifung leicht zu konstatieren. Schon v. Brücke (1925) hat die Fraglichkeit dieser Auffassung Weismanns hervorgehoben. Wir werden auf diesen Punkt noch zu sprechen kommen.

Von Weismann sind auch die seitlichen Ostien von *Leptodora* in Bau und Funktion näher beschrieben worden und Gerschler (1910), der eine Nachuntersuchung am gleichen Objekt durchgeführt hat, schließt sich in allem der Darlegung Weismanns an. An den Ostienrändern ist danach die Herzwand saumartig nach innen geschlagen und sowohl der äußere wie auch der innere Saumrand wird von Muskelbändern eingefaßt. So entsteht ein inneres, tief gelegenes, und ein äußeres Lippenpaar. Bei chloroformierten Tieren, bei denen der Herzschlag oft stark verlangsamt ist, konnte Weismann beobachten, daß der Ostienverschluß in der Systole in zwei Tempi erfolgt: Zuerst Verschluß der inneren Lippen der Klappe, während die äußeren noch geöffnet bleiben, später auch Verschluß der äußeren Lippen. Der Ostienverschluß soll dabei durch Kontraktion der Lippenmuskeln erfolgen.

Einen ganz gleichen Mechanismus erblickt Claus (1876) in den Ostien

von *Daphnia*. Nach seiner Beschreibung sind auch hier die seitlichen Spaltöffnungen ,,Unterbrechungen zweier benachbarter, zu Klappen umgebildeter Muskelzellen". Nur der Unterschied besteht gegenüber *Leptodora*, daß die Ränder der Spalte sich in eine nur schmale innere Lippe fortsetzen, während der eingeschlagene, vom inneren Lippenmuskel eingefaßte Saum bei *Leptodora* ziemlich breit ist. Diese zuerst von WEISMANN ausgesprochene Auffassung der Ostienränder als Muskeln ist weiterhin allgemein in die Cladocerenliteratur übernommen worden und hat ihre prägnanteste Formulierung bei v. BRÜCKE (1925) gefunden, der von den Lippenmuskeln als von Sphinkteren spricht.

Das Objekt, das den nachfolgenden Darlegungen im besonderen vorliegt, ist leider nicht die für unsere Kenntnis des Cladocerenherzens als klassisch zu bezeichnende *Leptodora*, sondern ein verhältnismäßig selten auftretendes Cladocer; es ist *Holopedium gibberum* ZADDACH. Wie *Leptodora* ist auch *Holopedium* ein außerordentlich glasklares, durchsichtiges Tier, bei dem die strukturlose, gallertig gequollene Schale eine klare Beobachtung des Herzens erlaubt. Das Material stammt aus der Umgebung von Graz, aus einem in der Nähe von Wundschuh gelegenen Teiche.

Vom Herzen dieses Tieres wurde bei Seitenlage eine Filmaufnahme gemacht. Die dabei verwendete, von der Firma C. REICHERT, Wien, stammende mikrophotographische Apparatur ist jene, welche ich (STORCH 1929) beschrieben habe. Die Aufnahme wurde mit vertikalem Mikroskope hergestellt, das Tier lag auf einem Objektträger in einem Wassertropfen, Deckglas wurde keines verwendet. Die bei der Aufnahme verwendete Optik war REICHERT Apochromat 16 mm, Komp.-Okular IV, die damit auf dem Filmstreifen erzielte Vergrößerung eine 50fache.

Im Gegensatz zu dem früher (STORCH 1929) verwendeten ASKANIA-Hochfrequenzapparat steht mir jetzt der Rapidapparat ,,G.V." der Firma DEBRIE (Paris) zur Verfügung. Eine genauere Beschreibung meiner jetzigen verbesserten Apparatur wird an anderer Stelle erfolgen, hier sei nur zum Verständnis des nachfolgenden dieses hervorgehoben: Der Hochfrequenzapparat von DEBRIE bietet gegenüber dem von ASKANIA mannigfache Vorteile, von denen folgende die wesentlichen sind. Erstens erlaubt er bis zu 240 Aufnahmen in der Sekunde, gegenüber dem ASKANIA-Apparat, der nur 100 bis höchstens 120 Bilder in der Sekunde aufzunehmen gestattet. Ein zweiter wichtiger Vorteil desselben besteht darin, daß er auch mit einer Zeitregistrierung ausgestattet geliefert wird. Ein solcher Apparat ist der bei mir in Verwendung stehende. Die Zeitregistrierung erfolgt in der Weise, daß auf jedem Filmbilde in einer Ecke das Zifferblatt eines Chronometers mitphotographiert wird (Abb. 4). Dieses Zifferblatt zeigt 100 Teilstriche, der Zeiger wird durch einen Elektromotor rotiert, dessen Gang durch eine geeichte Stimmgabel kontrolliert wird. Der Zeiger macht fünf Umdrehungen in der Sekunde, so daß ein Teilstrich des Zifferblattes $^1/_{500}$ Sek. oder 2 σ entspricht. Dadurch ist es nicht nur möglich, die Aufnahmefrequenz, die in jedem Teile des Filmes gedrehte Bildzahl pro Sekunde, genau festzustellen, sondern es kann so

auch die Geschwindigkeit des auf dem Filmstreifen festgehaltenen Vorganges auf das genaueste bestimmt werden. Überdies ist man damit auch in die Lage versetzt, unter Berücksichtigung des Sektorausschnittes der verwendeten Kreisblende die genaue Expositionszeit jedes Einzelbildes zu errechnen.

In der dieser Untersuchung zugrunde gelegten Filmaufnahme des Herzens von *Holopedium* sind 63 Herzschläge festgehalten. Die mittlere Dauer eines Herzschlages beträgt 222 σ, in 1 Sek. erfolgen also 4,5 Pulsationen, in der Minute 270, ohne daß irgendwie in Betracht kommende Schwankungen der Dauer festgestellt werden können. Es entspricht diese Pulszahl ungefähr denjenigen, welche auch sonst bei Cladoceren registriert wurden. So gibt LEYDIG (1860) an, daß die mittlere Zahl der Herzschläge bei *Daphnia* auf 200—250 in der Minute bestimmt wurde. KNOLL (1893) stellte bei 12 Daphnien bei einer Temperatur von 20—22° C im Mittel 228 Pulsschläge, bei Grenzwerten von 188 und 289 in der Minute fest. Es mag sein, daß die etwas höhere Pulszahl bei *Holopedium* auf eine unter dem Einfluß der starken Beleuchtung hervorgerufene etwas höhere Temperatur zurückzuführen ist. Zum Vergleich seien die Daten genannt, die aus einer unter gleichen Bedingungen gemachten Aufnahme des Herzens von *Daphnia pulex* bestimmt wurden. Hier wurde die Dauer eines Pulsschlages mit 210 σ festgestellt, in 1 Sek. erfolgten 4,75 Pulsschläge, in 1 Min. 285. Die Unterschiede in der Schlagfrequenz zwischen dem *Holopedium*-Herzen und dem von *Daphnia pulex* sind also unter gleichen Bedingungen fast Null.

Die Filmaufnahme erlaubt auch, die Zeitdauer der Diastole und Systole zu bestimmen. Die mittlere Dauer der Systolen beträgt 136 σ, der Diastolen 86 σ. Dabei wurde als Beginn der Diastole die Öffnung der Ostien, als Beginn der Systole der Verschluß der Ostien angenommen. Danach nimmt die Diastole mehr als halbmal soviel Zeit in Anspruch als die Systole, in Zahlen ausgedrückt dauert die Systole 1,58mal solange als die Diastole. Zum Vergleich seien auch noch die entsprechenden Daten für das Herz von *Daphnia pulex* nach der oben erwähnten Aufnahme genannt. Hier beträgt die mittlere Dauer der Systole 125,6 σ, die der Diastole 84,5 σ. Die Systole dauert also 1,49mal solange als die Diastole. Während die Diastole bei *Holopedium* und *Daphnia* ungefähr gleich lange Zeit in Anspruch nehmen, ist die Systole bei *Daphnia* von etwas kürzerer Dauer (um 10 σ).

Eine solche Zeitlupenaufnahme erfolgt natürlich bei verschiedener Frequenz, anfänglich bei niederer und späterhin, durch Regulierung des Motorwiderstandes, bei allmählich steigernder Frequenz. Der vorliegenden Untersuchung habe ich im besonderen die Bilder von Herzschlägen zugrundegelegt, die mit höchster, bei dieser Aufnahme in Verwendung gekommener Frequenz gekurbelt wurden. Es waren dies 165 Bilder in der Sekunde. Der volle Herzschlag umfaßt hier 38 aufeinanderfolgende Filmbilder. Die Einzelbilder sind in einem Zeitintervall von 6 σ ($^6/_{1000}$ Sek.) aufgenommen. Die Expositionszeit betrug dabei 0,72 σ oder $^1/_{1400}$ Sek., die Dunkelphase, während der der Filmstreifen transportiert und zur

nächsten Aufnahme bereitgestellt wurde, 5,29 σ oder $^{1}/_{187}$ Sek. Diese Zahlen lassen sich leicht aus den Daten der verwendeten Kreisblende errechnen, ihr Sektorausschnitt betrug 43°. Das Verhältnis zwischen Belichtungsdauer und Dunkelphase war also 12 : 88 oder 1 : $7^{1}/_{8}$, so daß zwischen zwei aufeinanderfolgenden Expositionen ein immerhin in Betracht kommender Zeitsprung vorhanden war. Die verhältnismäßig kurze Exposition gewährleistete scharfe photographische Bilder auch der bewegten Teile.

Das Herz von *Holopedium gibberum* ist schon vom Entdecker dieser Cladocerenart, von ZADDACH (1855), näher beschrieben worden. Seine Form steht zu der sonst bei dieser Tiergruppe üblichen im Gegensatz, sie ist nicht tonnenförmig, sondern stellt sich in Seitenansicht als ein ungefähr dreieckiges Gebilde dar. Die vordere Ecke ist abgestumpft und trägt die Aortenöffnung; diese ist in der Aufnahme nicht zu sehen (Abb. 4 und 5). Doch sei hier hervorgehoben, daß dies nur zufällig so ist, und daß bei *Holopedium* im allgemeinen nicht nur die Aortenöffnung, sondern auch deren Klappenventil am lebenden Tiere außerordentlich gut zu sehen ist, so gut wie sonst selten bei einem Cladocer. Die obere und die hintere Ecke des Herzens sind abgerundet. Auch die hintere Ecke ist in den Bildern durch darüberliegende Organe verdeckt. G. O. SARS (1865) hat darauf hingewiesen, daß die eigentümliche Form des *Holopedium*-Herzens dadurch bedingt ist, daß es im am stärksten zusammengedrückten Teile der Schale liegt. Es ist dadurch selbst seitlich stark kompreß und zeigt deshalb in Seitenansicht seine stärkste Entfaltung. Ausmessungen des aufgenommenen Herzens haben ergeben, daß seine größte Höhe, das ist die Entfernung zwischen der Mitte des Herzbodens, der dem Darme parallellaufenden Wand und der dorsalen Herzspitze bei extremer Diastole 0,196 mm, die Länge des Herzbodens in der gleichen Phase 0,280 mm beträgt. Um auch über den Querdurchmesser, die Dicke, Aufschluß zu bekommen, wurden Schnittpräparate untersucht und die Ausmaße einer Reihe von Herzen festgestellt. Daraus ergab sich, daß der Querdurchmesser in den verschiedenen Höhen von ziemlich gleichbleibender Dicke ist und sich Länge zur Höhe zur Dicke ungefähr wie 3 : 2 : 1 verhalten. Grob charakterisiert, kann das *Holopedium*-Herz demnach als ein niedriges querliegendes dreiseitiges Prisma mit abgerundeten Kanten und Ecken betrachtet werden. Für das aufgenommene Herz berechnet sich der Querdurchmesser zu ungefähr 0,095 mm. Die prismatische Gestalt des Herzens erhält sich dadurch, daß insbesondere an den Kanten und Ecken zarte Bindegewebsfäden ansetzen, die es an der Körperwand befestigen. In der Mitte der Seitenwände, entsprechend der Höhe des ungefähr gleichschenkligen Dreiecks, das das Herz in Seitenansicht darstellt, liegen jederseits die Ostien (Abb. 1).

Nicht nur durch die Gestalt, auch durch die Muskulatur ist das *Holopedium*-Herz von den anderen Cladocerenherzen unterschieden. Während üblicherweise nur ein System von Konstriktoren vorhanden ist,

das aus transversalen, zu Reifen sich zusammenschließenden Bändern besteht, ist von ZADDACH (1855) für *Holopedium* noch ein zweites System von dazu normal liegenden, horizontal verlaufenden, ebenfalls zu Reifen geschlossenen Muskeln beschrieben worden, das jedoch nur in den dorsalen zwei Dritteln des Herzens entwickelt ist. Eine nähere Untersuchung sowohl des lebenden Tieres als auch von Schnittpräparaten hat jedoch gezeigt, daß dieses zweite System nicht aus der Herzwand aufliegenden Muskeln besteht, sondern daß es sich hier um Muskeltrabekel handelt, die in der Sagittalebene durch das Lumen des Herzens ziehen. Es sind gewöhnlich 4—5 Muskelbänder ausgebildet, die innen an der Vorderwand des Herzens inserieren und zu korrespondierenden

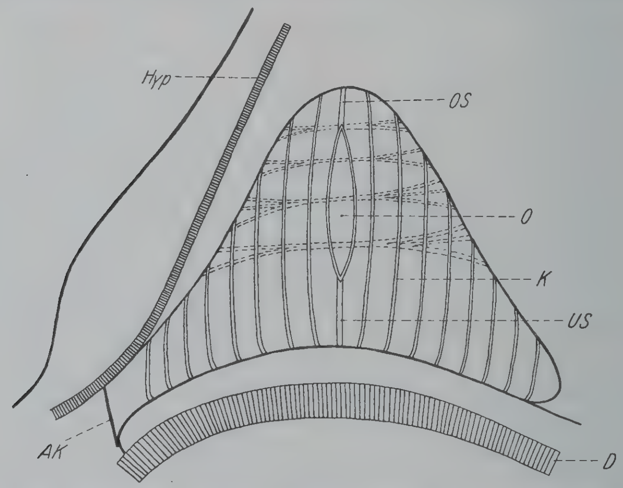


Abb. 1. *Herz von Holopedium gibberum* in Seitenansicht, etwas schematisiert. Weit fortgeschrittene Diastole. *AK* Aortenklappe, *D* dorsales Darmepithel, *Hyp* Hypodermis, *K* Konstriktoren, *O* Ostium, *OS* oberer, *US* unterer Ostiumschließmuskel.

Stellen der Hinterwand ziehen. Beide Enden dieser Muskelstreifen verzweigen sich dichotom, so daß sie in der Sagittalebene verbreiterte Ansatzstellen besitzen. Diese sagittalen Muskelzüge sind, wie die Schnittbilder erkennen lassen, von einer zusammenhängenden Bindegewebslamelle begleitet. Auch an den Filmbildern läßt sich leicht konstatieren, daß es sich in ihnen um im Inneren des Herzens verlaufende Muskelstreifen handelt, da sie auch bei geöffnetem Ostium ununterbrochen von der Herzvorderwand über die Öffnung hinweg zur Hinterwand verlaufen (Abb. 4 c und 5 a). Was die Muskelstreifen der Herzwand anbelangt, so liegen diese keineswegs so dicht beieinander, wie sie ZADDACH (1855) in seiner Abb. 3, Tafel VIII gezeichnet hat, sondern auch hier sind nur wenige Muskelbänder vorhanden, die, in verhältnismäßig weiten Abständen voneinander parallel verlaufend, der bindegewebigen Herzwand aufgelagert sind. Sowohl im rostralen Abschnitte (bis gegen das Ostium)

als auch im kaudalen Abschnitte (hinter dem Ostium) sind jederseits 7—8 Muskelstreifen ausgebildet, die jeder einer Muskelzelle entsprechen. Das Herz von *Holopedium* wie überhaupt das Cladocerenherz (man vergleiche z. B. auch die Abbildungen, die WEISMANN vom *Leptodora*-Herzen gibt), ist danach nicht ein im wesentlichen aus Muskulatur bestehendes Gebilde, sondern der hauptsächliche Formbestandteil ist die bindegewebige Wandung (sog. Intima), die nicht gerade in übermäßiger Weise mit Muskulatur versehen ist.

Wenn wir nun zu einer genaueren Darstellung dessen übergehen, was sich aus den Filmbildern über den Mechanismus der Herztätigkeit herauslesen läßt, so ist folgendes mitzuteilen: Um über die Änderungen des Herzumrisses während seiner Tätigkeit ins Klare zu kommen, habe ich die Herzkonturen mit Hilfe eines Vergrößerungsapparates bei 10facher Linearvergrößerung während der Dauer einer ganzen Pulsation nach den Filmaufnahmen nachgezeichnet. Die dabei erzielte Gesamtvergrößerung war demnach 500fach. Wenden wir uns zuerst der Beschreibung der Diastole zu, als deren Beginn das Aufspringen des Ostiums betrachtet werden kann. Diese Periode umfaßt in dem der Beobachtung zugrunde liegenden Herzschlag bis zum Ostiumverschluß 14 Einzelbilder. Bezeichnen wir die Umrißlinien des Herzdreiecks als basale (dem Darme parallel verlaufende), vordere und hintere Kontur, so zeigt sich, daß alle drei Konturen ziemlich gleich stark zurücktreten. Doch erfolgt dieses Zurücktreten nicht während der ganzen Dauer der Diastole gleichmäßig rasch, sondern nur anfangs verhältnismäßig schnell, um sich allmählich zu verlangsamen. Nur in den ersten 4 Bildern ist eine beträchtliche Verschiebung zu erkennen, in den letzten dagegen ist kaum eine wesentliche Veränderung der Herzkonturen festzustellen. Dabei mag erwähnt werden, daß die Lage des Herzens eine kleine Gesamtverschiebung nach hinten erleidet. Dies hängt damit zusammen, daß die vordere Seitenwand nahe der Körperwand lagert und deshalb im Vortreten etwas behindert ist, so daß dadurch das Herz bei der Erweiterung geringfügig nach hinten verschoben wird.

Es ist schon erwähnt worden, daß WEISMANN (für *Leptodora*) die Meinung vertreten hat, die Erweiterung des Herzens finde mit Hilfe von außen an die Herzwand ansetzenden Dilatatoren statt. Nun, die Filmbilder geben keinen Anhaltspunkt für eine Stützung dieser Anschauung. Die Erweiterung des Herzens findet überall in so gleichmäßiger Weise statt, daß dabei kein von außen auf bestimmte bevorzugte Punkte (nämlich die Dilatatorenansatzstellen) wirkender Zug in Betracht kommen kann. Offensichtlich ist es die Elastizität der ganzen Herzwandung, der die Erweiterung in der Diastole zuzuschreiben ist, und die vermeintlichen Dilatatoren sind nichts anderes als die Aufhängebänder des Herzens.

Von besonderem Interesse während der Diastole ist das Verhalten der

Ostien. Wie schon erwähnt, besteht heute die allgemeine Anschauung, daß die Ostienlippen aus Muskelzellen bestünden und daß der Ostiumverschluß durch deren Kontraktion zustande käme. Dieser Auffassung widerspricht das Verhalten der Ostien während der Diastole. Das Öffnen erfolgt, wie wir später noch genauer hören werden, in einer kurzen Übergangsperiode zur Diastole außerordentlich rasch. Im ersten, von der Diastole festgehaltenen Filmbilde ist das Ostium schon recht weit, wenn auch noch nicht maximal geöffnet. Der Ostiumumriß entspricht dabei dem Querschnitte einer bikonvexen Linse. Gewöhnlich findet man erst im zweiten Filmbilde der Diastole das Ostium maximal geöffnet. Von da an *verengert* es sich, indem die Biegung der Ostienlippen flacher wird. Diese Verengerung geht langsam vor sich und am Ende der Diastole klafft nur mehr ein ganz schmaler Spalt. Dabei ist aber hervorzuheben, daß während der Verengerung das Ostium immer *höher* wird (vgl. Abb. 2 und 3). Ist schon die geschilderte Formveränderung des Ostiums während der Diastole mit der Annahme nicht in Einklang zu bringen, daß der Verschluß durch Kontraktion muskulöser Lippen zustande kommt, so schon gar nicht, daß gleichzeitig mit der Verengerung die Spaltöffnung an Höhe gewinnt. Das Höherwerden kommt offenbar dadurch zustande, daß die bei weit klaffendem Ostium stark kurvig gekrümmten Lippenränder ohne jegliche Veränderung ihrer Länge sich allmählich strecken. Sie verhalten sich so wie ein federndes Stahlband, das bei Druck auf seine beiden Enden sich durchbiegt, wobei die Endpunkte einander genähert werden, und das bei Nachlassen des Druckes in seiner Biegung immer flacher wird und endlich sich durchstreckt, wobei die Enden auseinandertreten. Ob man die Lippenränder tatsächlich solchen Stahlbändern vergleichen kann, werden die weiteren Darlegungen zeigen.

Doch wollen wir erst später das Verhalten der Ostien weiter verfolgen und unter einstweiliger Übergehung des Überganges von der Diastole in die Systole, in dem der vollständige Verschluß der Ostien erfolgt, das Verhalten des Herzens in der Systole kennenlernen. Wie schon oben angegeben, sind zwei Muskelgruppen beim *Holopedium*-Herzen ausgebildet, die als Konstriktoren in Betracht kommen: die zu Reifen geschlossenen Wandmuskeln und die das Herzlumen durchsetzenden, in den dorsalen zwei Dritteln vorhandenen, eine sagittale Scheidewand bildenden Muskeltrabekel. Beide Muskelsysteme verursachen ganz selbstverständlich bei ihrer Kontraktion eine Verringerung der Herzkapazität, setzen so die im Herzen enthaltene Blutflüssigkeit unter höheren Druck und pressen sie durch die Aortenöffnung unter Öffnung der Klappe in den Vorderkörper. Doch wirken sie in verschiedener Weise. Die Wandmuskulatur bewirkt vor allem eine Verkleinerung, Zusammenziehung der beiden dreieckigen Seitenflächen des Herzens in dorsoventraler Richtung. Dadurch verliert das Herz an Höhe. Es entfernt

sich der Herzboden vom Darme und die Herzspitze und die vordere und hintere Seitenwand werden herabgedrückt, nähern sich dem Darme zu. Natürlich wird dabei auch die Wölbung der Seitenflächen flacher. Die dieses System zusammensetzenden Muskeln bestehen aus einzelnen parallel verlaufenden Muskelzellen, die links und rechts von der dorsalen zur ventralen Mittellinie des Herzens herabziehen, in gleicher Weise, wie dies auch von CLAUS für das Daphnienherz beschrieben worden ist. Auch bei *Holopedium* kann man die Kerne der Muskelzellen am lebenden Objekt beobachten, sie liegen in einer bogig verlaufenden Linie, ungefähr in der Mitte der Muskelzellen, die entsprechend den in der Höhe stark wechselnden Querschnitten des dreieckigen Herzens sehr verschieden lang sind (Abb. 1).

In ganz anderer Weise dagegen wirken die das Lumen durchsetzenden sagittalen Muskeltrabekel. Sie bringen bei ihrer Kontraktion die oberen Abschnitte der Vorder- und Hinterwand zur Näherung. Während bei voller Erschlaffung diese beiden Konturen einen ziemlich geraden Verlauf besitzen und die Herzspitze breit abgerundet erscheint, zeigen Vorder- und Hinterkontur des Herzens bei Kontraktion der Sagittalmuskeln einen konkaven Verlauf, der dorsale Abschnitt verschmälert sich in rostro-kaudaler Richtung stark und die Herzspitze läuft nun ziemlich spitz aus (Abb. 4). In diesem Kontraktionszustande macht das Herz den Eindruck, als ob die vordere Ecke, die in die Aortenöffnung ausgeht, in einen längeren gefäßförmigen Abschnitt ausliefe, und auch die hintere Ecke imponiert dann als ein kurzer, schlauchförmiger, blindgeschlossener Zipfel. Diese Sagittalmuskulatur ist offenbar eine Besonderheit von *Holopedium* unter den Cladoceren, ihre Ausbildung hängt wohl mit der diesem Tiere eigentümlichen Herzgestalt zusammen. Erst durch sie wird es möglich, den oberen Abschnitt des in der Mitte zu einer Spitze hochgezogenen Herzens auch in rostro-kaudaler Richtung zu verengern und so die Ergiebigkeit der Systole wesentlich zu erhöhen.

Ein genaueres Studium der Filmbilder zeigt, daß diese Konstriktoren nicht gleichzeitig und in gleicher Weise zur Kontraktion gelangen, sondern daß da ein Zeitgesetz vorhanden ist, welches in jeder Systole in immer wiederkehrender Weise die Abfolge der Kontraktion regelt. Zuerst beginnt sich die Wandmuskulatur zu verkürzen, aber auch die nicht gleichzeitig, sondern die ersten Muskeln, die sich verkürzen, sind die mittleren, die in der Gegend des Ostiums und parallel dazu verlaufen und die es bewirken, daß der unter dem Ostium liegende Teil des Bodens gehoben und die Herzspitze herabgedrückt wird. Die Kontraktionswelle schreitet dann von hier nach vorn und nach hinten weiter. Erst eine ziemliche Zeitspanne später, im 8. Filmbilde nach Einsetzen der Systole, also etwa 50 σ später, beginnt auch die sagittale Innenmuskulatur mit der Kontraktion, und zwar scheinbar alle Muskeln gleichzeitig und ziem-

lich kräftig, und der Erfolg davon ist, daß die Herzkuppe sich in rostrokaudaler Richtung stark verschmälert. Aber auch wenn diese Kontraktion maximal durchgeführt ist, ist die Systole noch nicht zu Ende gekommen. Als letzte Phase kann man eine Verkürzung der hintersten Wandmuskeln feststellen, wodurch der infolge der Kontraktion der Sagittalmuskeln sich ausbildende, die hintere Ecke einnehmende blindgeschlossene Zipfel verengert wird. Es mag sein — doch kann dies nicht mit Sicherheit festgestellt werden —, daß die die Wandmuskulatur betreffende Kontraktionswelle so langsam nach hinten fortschreitet, daß sie erst gegen Schluß der Systole in den hinteren Zipfel gelangt.

Aus diesen Feststellungen geht also hervor, daß der Verlauf der Systole ein ziemlich komplizierter ist. Besonders schön kommt dieser zur Anschauung, wenn man das Positive einer solchen Mikrozeitlupenaufnahme zur Projektion bringt. Da hier 160 Bilder in der Sekunde aufgenommen wurden und bei einer normalen Positivprojektion etwa 16 Bilder in der Sekunde auf die Leinwand geworfen werden, ist man in der Lage, die Herztätigkeit bei ungefähr 10facher Verlangsamung zu beobachten. Man kann da feststellen, wie nach einer ersten, vor allem in der Herzmitte ausgesprochenen Höhenverkürzung im Anschluß daran durch Wirkung der Sagittalmuskulatur die Herzkuppe sich in ihrer Breite kontrahiert, gleichsam ausgepreßt wird und zum Schlusse noch der hintere Blindsack an die Reihe kommt. Die Regelmäßigkeit in der Kontraktionsfolge und der Umstand, daß die einzelnen Herzabschnitte wie Kuppe und hinterer Zipfel nacheinander und mehr oder weniger selbständig die Kontraktion durchführen und so allmählich das ganze Herz in den Zustand maximaler Kontraktion übergeht, rufen den Eindruck einer planmäßigen Arbeitsleistung hervor, der die Aufgabe zufällt, den Herzinhalt in möglichst ausgiebiger Weise auszupressen.

Um die eigenartige Form der Herzkontraktion auch ohne Filmprojektion so gut als möglich zur Anschauung zu bringen, sind in den Abb. 2 und 3 die Umrißkonturen einiger Systolestadien des Herzens übereinandergezeichnet. In Abb. 2 ist durch die stark ausgezogenen Konturen das letzte Diastolebild, der Zustand stärkster Erweiterung, mit schon stark verengertem und hohem Ostium wiedergegeben. Die punktierten Linien stellen den Herzumriß 4 Bilder später, nach 24 σ, im Beginn der Kontraktion der Wandmuskeln dar. Man sieht, daß sich vor allem die mittleren Wandmuskeln, die in der Nähe des Ostiums liegen, kontrahieren und dadurch eine beträchtliche Erniedrigung und Verbreiterung der Herzkuppe und eine starke Eindellung der mittleren Partie des Herzbodens bewirkt haben. Die gestrichelten Linien der Abbildung geben den Herzumriß nach weiteren 10 Bildern (60 σ später) wieder. Während die Höhenverkürzung der Herzmitte hier nur um geringfügiges zugenommen hat, ist eine auffällige Breitenabnahme der

Herzkuppe erfolgt, so daß nun die Seitenränder des Herzens einen ausgesprochen konkaven Verlauf aufweisen. Diese Veränderung der Herzgestalt ist offensichtlich insbesondere der Kontraktion der das Herzlumen durchsetzenden Sagittalmuskeln zuzuschreiben. In Abb. 3 sind die stark ausgezogenen Herzkonturen nur eine Kopie des letztbesprochenen Stadiums der Abb. 2. Der Zustand 8 Bilder später (48 σ), ein Bild (6 σ) vor Öffnung des Ostiums, wird durch die punktierten Linien dargestellt. Als auffallendste Veränderung ist hier die starke Kontraktion des hinteren Herzzipfels zu vermerken. So bringen diese Abbildungen die allmählich und in gesetzmäßiger Weise durchgeführte Herzkontraktion gut zur Anschauung.

Aber an dem zuletzt besprochenen Stadium (punktierte Linien der

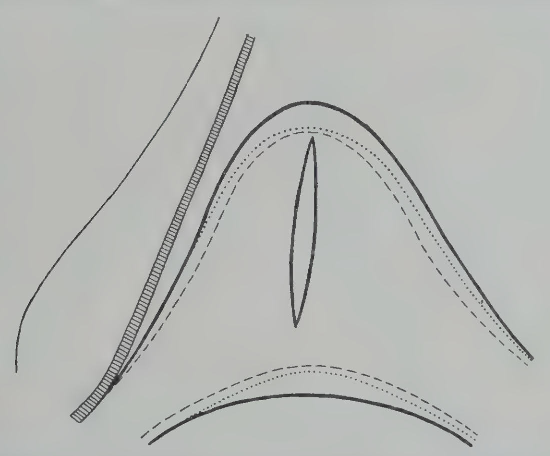


Abb. 2. *Holopedium gibberum.* Herzumrisse, nach der Filmaufnahme bei 10facher Vergrößerung (500facher Gesamtvergrößerung) gezeichnet. Im Druck auf $^2/_3$ verkleinert. ——— Bild 1363, ······· Bild 1367, — — — — Bild 1377.

Abb. 3) ist noch ein anderer Umstand auffällig, und zwar die hier einsetzende Erhöhung der Herzmitte. Es ist sehr wahrscheinlich, daß diese hier einstweilen nicht auf einen aktiven Vorgang, die Erschlaffung der mittleren Wandmuskeln, zurückzuführen ist, sondern eine Reaktion der kräftigen Verengerung des hinteren Herzzipfels darstellt, die eine von hinten nach vorn sich fortpflanzende Drucksteigerung im Herzen zur Folge haben muß. Die geringfügige Höhenzunahme der Herzmitte wird hier wohl nur als eine passive Dehnung der mittleren Wandmuskeln infolge der Drucksteigerung aufzufassen sein. Ein genauerer Vergleich der Einzelbilder und auch eine sorgfältige Beobachtung des in der Projektion einer solchen Zeitlupenaufnahme stark verlangsamten Bewegungsvorganges zeigt, daß auch in anderen Phasen des Kontraktionsvorganges solche passive, kompensatorische Dehnungen bestimmter Herzbezirke eintreten. So trifft z. B. das Umgekehrte bei Beginn der Systole zu, wenn

die Herzmitte sich stark und kräftig verkürzt; dann dehnt sich der hintere Herzzipfel etwas. Es sind dies physikalische Selbstverständlichkeiten, die nur kurz erwähnt sein mögen.

Einen Moment nach dem oben beschriebenen Stadium (Abb. 3, punktierte Linie) springt das Ostium auf. In Abb. 3 ist mit den gestrichelten Linien der Herzumriß zwei Bilder (12 σ) später dargestellt und auch das nun offene, wenn auch noch nicht maximal geöffnete Ostium eingezeichnet. Die Lippenränder sind hier noch ziemlich unscharf im Photogramm festgehalten, was darauf hindeutet, daß sie noch in Öffnungsbewegung begriffen sind (Abb. 4 b). Trotz der kurzen Expositionszeit von 0,72 σ weisen sie diese Bewegungsunschärfe auf. Ein Bild (6 σ) früher war das Ostium noch fest geschlossen (Abb. 4 a), ein

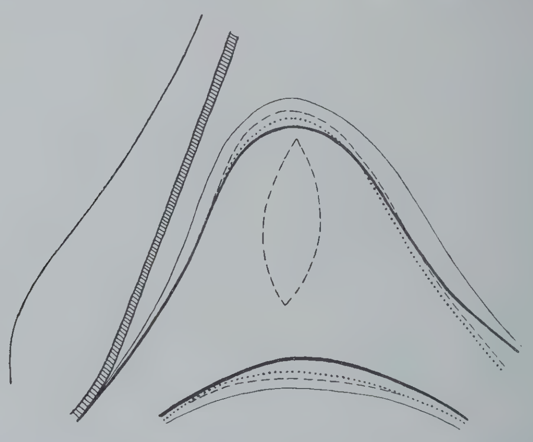
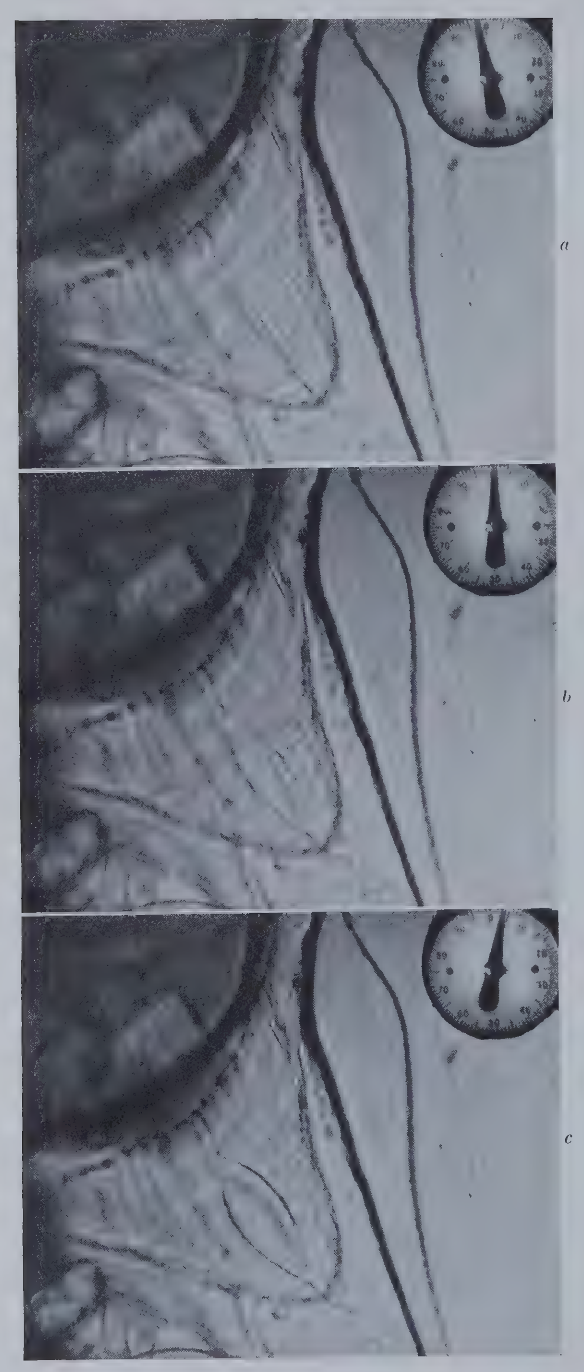


Abb. 3. *Holopedium gibberum.* Herzumrisse, wie in Abb. 2. Stark ausgezogene Linien entsprechen Bild 1377, ······· Bild 1385, ———— Bild 1387, dünn ausgezogene Linien gleich maximale Diastole (Bild 1363).

Bild (6 σ) später ist es voll geöffnet und die Lippenränder sind scharf gezeichnet (Abb. 6 c). Noch ein zweiter Fall ist in den Filmbildern anzutreffen. Er findet sich ungefähr gleich häufig wie der eben besprochene. In diesem Falle ist die Öffnungsbewegung in ihrem ersten Beginne aufgenommen, diese geht aber so rasch vor sich, daß von dem sich öffnenden Ostium die Lippenränder völlig unscharf und in mehreren verwaschenen Konturen im Bilde festgehalten sind. Die anfängliche Öffnungsbewegung muß also außerordentlich rasch sich vollziehen, da die Bewegungsunschärfe trotz der kurzen Belichtungszeit so überaus groß ist. Im folgenden Bilde ist dann immer das Ostium weit klaffend mit scharfen Konturen abgezeichnet. Das Öffnen des Ostiums ist also tatsächlich ein ungemein rasches Aufspringen.

Durch welche Kräfte kommt es zu diesem überaus raschen Aufspringen? Das besprochene Verhalten und alles Übrige, was die Film-

aufnahme über die Ostienbewegung aufzuzeigen imstande ist und noch zu besprechen sein wird, weist eindeutig auf eine einzige Erklärungsmöglichkeit hin. Und die ist, daß die Ostienlippen mechanisch als elastische Federn anzusprechen sind, deren Ruheform nicht, wie vorläufig weiter oben angenommen wurde, in der Geradestreckung, sondern in der Durchbiegung gegeben ist. Der Beweis, der für diese Auffassung aus der Öffnungsbewegung herausgelesen werden kann, ist folgender: Schon vor der Ostienöffnung setzt, wie eben besprochen wurde, in Beantwortung der kräftigen Kontraktion des hinteren Herzzipfels eine passive Dehnung der mittleren Wandmuskeln ein, wodurch ein leichtes Höherwerden der Herzmitte bewirkt wird. Es ist nun bisher nicht erwähnt worden, daß in den beiden Ostienwinkeln, in denen die Lippen zusammenstoßen, Muskeln ansetzen, am unteren Winkel ein Muskel, der parallel mit den Wandmuskeln gegen den Herzboden, am oberen Winkel einer, der gegen die Herzspitze zieht. Diese beiden Muskeln zeichnen sich vor den übrigen Wandmuskeln dadurch aus, daß sie stärker, breiter, kräftiger sind (Abb. 1, 4 und 5). Das läßt sich sowohl am lebenden Objekt erkennen, wo sie gegenüber den anderen Wandmuskeln nicht nur durch diese Eigenschaften, sondern auch durch ihre stärkere Lichtbrechung auffällig hervortreten, als auch an den Filmbildern, wo diese beiden Muskeln gegenüber den anderen Wandmuskeln als kräftige breite Konturen sich überall hervorheben (Abb. 4 und 5). In der Systole, bei geschlossenem Ostium, zeichnen sie sich in gleich markanter Weise ab wie die geschlossenen Ostienlippen selber. Die Ansatzstelle des unteren Schließmuskels — so will ich diese Muskeln bezeichnen — am unteren Lippenwinkel ist hier (Abb. 4 a und 5 c) nur daran zu erkennen, daß er gegen das Ostium winkelig abgesetzt ist. Die Grenze dagegen zwischen Ostium und oberem Schließmuskel ist bei geschlossenem Ostium in den Filmbildern überhaupt nicht genau festzustellen, da beide in der gleichen Linie liegen und die photographische Wiedergabe von geschlossenem Ostium und Muskel keine Unterschiede aufweist (Abb. 4*a* und 5*c*). Diese beiden Muskeln, durch deren Kontraktion, wie wir noch hören werden, das Ostium geschlossen und geschlossen gehalten wird, sind es jetzt, die gleichzeitig mit den übrigen Wandmuskeln oder wahrscheinlich sogar einen Augenblick vor diesen in Erschlaffung übergegangen sind. Der kräftige Zug, den sie auf die federnden Ostienlippen in der Systole ausgeübt haben und wodurch sie unter Überwindung von deren elastischen Kräften ihre Streckung und damit ihren Verschluß bewerkstelligt haben, setzt aus, die elastischen Kräfte der Ostienlippen selbst werden frei, diese springen in ihre Ruhestellung zurück, biegen sich durch und geben damit die Ostienöffnung frei. Nur auf diese Weise ist die so überaus rasche Öffnung zu verstehen. Ein solcher Mechanismus bringt den großen Vorteil mit sich, daß tatsächlich mit dem Momente, wo die Dia-



stole beginnt, die Öffnung sofort durchgeführt wird und damit dem Herzen während der ganzen Dauer der Diastole ein offenes Ostium zur Verfügung steht. Nur eine gespannte Feder kann in so kurzer Zeit, wie es die Filmbilder zeigen, in ihre Ruheform zurückspringen. Und es steht damit auch im Einklang, daß im Beginne der Öffnungsbewegung, wo die Spannung noch sehr groß ist, dieses Zurückspringen so rasch erfolgt, daß bei der kurzen Expositionszeit von $^1/_{1400}$ Sek. kein scharfes Momentbild erhalten werden kann, wohl aber später, wenn die Öff-

Abb. 4. $a-c$ *Herz von Holopedium gibberum*, 3 aufeinanderfolgende, vergrößerte Bilder aus einer Mikrozeitlupenaufnahme. Frequenz 165 Bilder in der Sekunde, Expositionszeit $^1/_{1400}$ Sekunde. Aortenöffnung oben, hinterer Blindsack links gelegen. — In a Ostium geschlossen, in b aufspringend, Lippen unscharf, in c geöffnet. Zunahme der durch das Ostium gezogenen Herzhöhe erkennbar daran, daß der Abstand des Herzbodens vom Darmepithel in a größer ist als in c. — (In Abb. 4, 5 und 7 bedeutet ein Teilstrich des Chronometerzifferblattes 2 σ, es ist zu erkennen, daß das Zeitintervall zwischen 2 Bildern 3 Teilstriche [6 σ] beträgt.) Die Filmaufnahmen der Abb. 4, 5 und 7 wurden mit REICHERT Apochromat 16 mm, Komp.-Okular IV hergestellt.

nung schon zum größeren Teile vollzogen und die Spannung nur mehr gering ist (Abbild. 4 b und c).

Sind tatsächlich die Ostienlippen derartige Federn, so ist es auch verständlich, daß, wie früher dargelegt wurde, die Ostienöffnung sich während der nun einsetzenden Diastole allmählich unter Gewinnung an Höhe verengert. Wie dies zustande kommen kann, ist aus folgenden Erwägungen leicht verständlich. Sobald zu Beginn der Diastole die Konstriktoren erschlaffen, kommt die Wandungselastizität des Herzens zur Geltung und bewirkt dessen Erweiterung, damit insbesondere auch dessen Höherwerden. Der Federwirkung der Ostienlippen erwächst

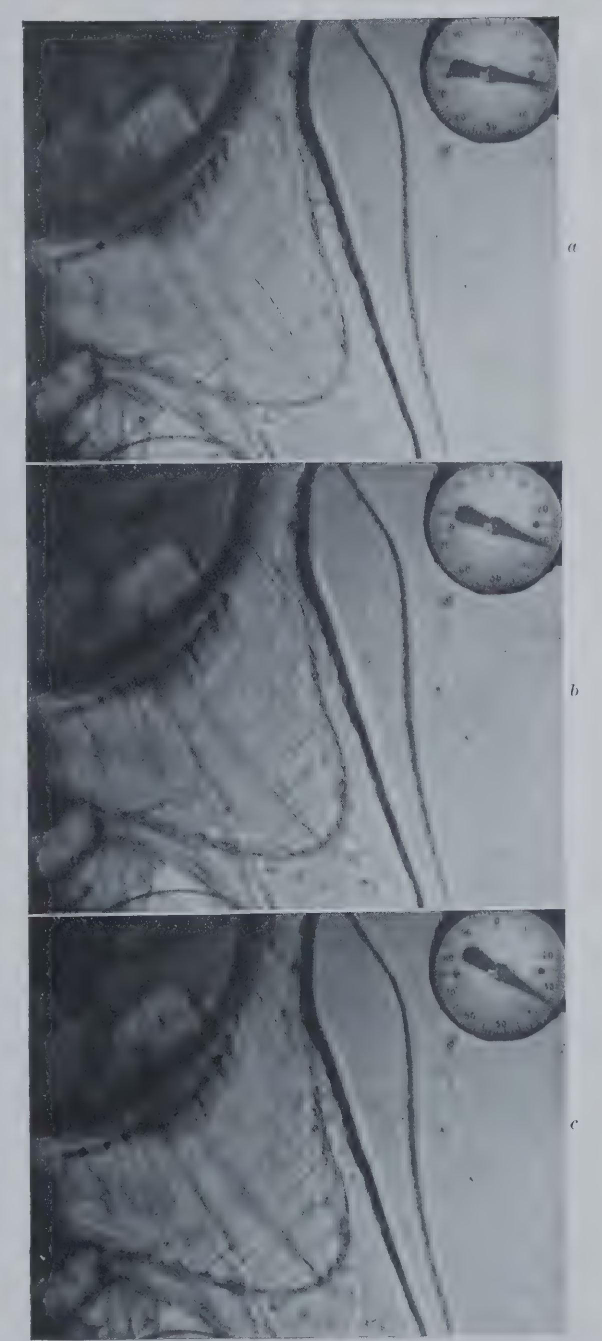


Abb. 5. *a—c Herz von Holopedium gibberum.* 3 aufeinanderfolgende, vergrößerte Bilder aus dem gleichen Filme wie Abb. 4. In *a* Ostium verengert und hoch, in *b* nur mehr ein schmaler Spalt, in *c* geschlossen. Daß die durch das Ostium gezogene Höhe des Herzens in *c* gegenüber *a* verkürzt ist, ist daraus zu erkennen, daß der Abstand zwischen der Mitte des Herzbodens und dem darunter liegenden Darmepithel in *c* größer ist als in *a*. Überdies ist die Herzkuppe in *c* niedriger und flacher als in *a*.

so eine stets zunehmende Gegenkraft, die es mit sich bringt, daß die stark durchgebogene Ruhestellung der Ostienlippen, damit die maximale Öffnung der Ostien aufgegeben wird und die Ostienlippen unter Annahme einer flacheren Wölbung und damit unter Verengerung der Öffnung wieder in einen Spannungszustand übergehen. Aber die Wandelastizität ist niemals so groß, daß sie einen vollständigen Verschluß der Ostien erzielen könnte (Abb. 5 a und b). Das geht vor allem daraus hervor, daß bei Tieren, die auf einem Objektträger montiert und unter Deckglas der mikroskopischen Beobachtung unterzogen werden, wenn durch Sauerstoffmangel die Herztätigkeit zu erlahmen beginnt, sich folgendes zeigt: Die Herzschläge verlangsamen sich außerordentlich und man kann beobachten, daß während der Diastole die Ostien sich nie vollständig schließen, sondern immer ein enger Spalt offenbleibt. Manchmal verharrt das Herz auch längere Zeit in einer solchen maximalen Diastole, so daß der enge Spalt des Ostiums dann sehr gut zu beobachten ist. Der feste Verschluß kommt immer erst zustande, wenn die Systole beginnt, wenn also Muskelwirkung einsetzt, und ist dann auch immer in einem kürzesten Momente vollzogen.

Das gleiche Verhalten zeigen auch die Filmbilder vom normalen Herzschlag. Wie wir gehört haben, geht die Erweiterung des Herzens in der Diastole gleichmäßig und allseits vor sich. Aber im Momente des Ostiumverschlusses läßt sich an den Bildern ein wesentliches Niedrigerwerden der Höhe des Herzdreiecks, der in den Ostienspalt fallenden Verbindungslinie von der Herzspitze zur Mitte des Herzbodens, konstatieren (Abb. 5 a—c). Die Bodenmitte hebt sich da um ein Beträchtliches vom Darme ab und auch die Spitze wird niedriger und breiter. Es ist ganz offenbar, daß dieser Effekt nur den schon erwähnten Ostienschließmuskeln zuzuschreiben ist. Sie kontrahieren sich außerordentlich rasch und kräftig, bringen die federnden Ostienlippen zur vollständigen Streckung und damit zu vollständigem und dichtem Aneinanderlegen und im Nu ist das Ostium verschlossen. Dieser Verschluß vollzieht sich überall nach der Filmaufnahme von einem Bilde zum nächstfolgenden, also innerhalb der kurzen Zeitspanne von 6 σ. Daß dieser Verschluß so rasch bewerkstelligt werden kann, ist dem Umstande zu verdanken, daß, wie sich ja aus dem früheren ergeben hat, ihm schon während der Diastole vorgearbeitet wurde. Die federnde Kraft der Ostienlippen und die elastischen Kräfte der Herzwandung sind so aufeinander abgestimmt, daß im Verlaufe der Diastole durch die Wandungselastizität der Federkraft so weit entgegengearbeitet wurde, daß nur mehr ein schmaler Spalt klafft. Aber niemals geht dieses Spiel und Gegenspiel weiter bis zu völligem Verschluß. Nur mehr ein weniges ist die Dehnung der Ostienlippen weiter zu treiben, um diesen Verschluß wirklich herbeizuführen. Dies ist aber stets den Ostienschließmuskeln überlassen, die sich als erste

in der einsetzenden Systole, oder eigentlich den anderen Konstriktoren voraus in der Übergangsperiode zur Systole kontrahieren. Diese Kontraktion muß sehr rasch und kräftig vor sich gehen, denn die durch den Muskelzug gespannten Ostienlippen, die sich bei der geringfügigen Spannung, die noch notwendig ist, sofort zusammenlegen, geraten dabei in Vibration, genau so wie eine Saite, die, durch raschen Zug in Spannung versetzt, in Vibration gerät. Das kann man daraus ersehen, daß die Verschlußlinie des Ostiums, die später in der Systole auf den Filmbildern als breiter, kräftiger, dunkler Streifen hervortritt, stets in den ersten Systolebildern ganz unscharf und nur schattenhaft erscheint (Abb. 5 c). Diese Unschärfe oder — anders ausgedrückt — dieses Vibrieren dauert überall, wie aus der Aufnahme abzulesen ist, ungefähr gleichlang, nämlich 40—50 σ. Dann erst kommen die durch die Dehnung zusammengepreßten Lippen zur Ruhe und geben ein scharfes Bild. Wenn nach der Kontraktion der Ostienschließmuskeln die der übrigen Konstriktoren einsetzt — und sie erfolgt sofort im Anschluß daran —, so wird das Herz mit verschlossenen Ostien komprimiert und die Arbeitsleistung wird von allem Anfange an zur Austreibung der Blutflüssigkeit durch die Aortenöffnung Verwendung finden können.

Zur besseren Stützung dieser Anschauung, die zuerst aus dem Studium der Herzumrisse gewonnen wurde, habe ich an den durch einen Vergrößerungsapparat erzeugten, 10mal vergrößerten Projektionsbildern des Negativs (demnach Gesamtvergrößerung 500fach) genaue Ausmessungen einiger Herzdurchmesser vorgenommen. Diese Ausmessungen sind in den Kurven (Abb. 6) wiedergegeben. Kurve 1 gibt die Höhe der Herzmitte, entsprechend dem durch das Ostium gehenden Durchmesser während einer ganzen Pulsation wieder. Kurve 2 bringt die Breitendurchmesser (normal auf das Ostium und ungefähr der Höhenmitte des Ostiums entsprechend) der Herzkuppe, wobei bei der Ausmessung fixe Bezugspunkte des *Holopedium*-Körpers zur Durchlegung der Maßlinie verwendet wurden. Kurve 3 endlich stellt die wechselnden Höhen des hinteren Herzzipfels dar, wobei wieder bestimmte Fixpunkte des Tierkörpers zur Legung der Maßlinie verwendet wurden. In Bild 1349 und 1386 springt das Ostium auf, hier ist also der Beginn der Diastole gegeben, in Bild 1364 erfolgt der Verschluß des Ostiums, es stellt den Beginn der Systole dar.

Kurve 1 zeigt folgenden Verlauf: Während der Diastole (ab 49) zuerst starke, dann allmählich sich verlangsamende Höhenzunahme der Herzmitte (von 1,71 mm bis 1,94 bis 1,96 mm). Die größte Höhe ist ungefähr in der Halbzeit der Diastole erreicht. Von Bild 57 ab (1,94 mm) ist nur mehr eine Höhenzunahme von 0,02 mm zu konstatieren (Bild 59), die in Bild 61 wieder auf 1,94 mm gesunken ist. Die Herzhöhe hält sich nun bis Bild 63. Da bei der starken Vergrößerung durch den Vergröße-

rungsapparat die Linien des Photobildes unscharf werden, sind die Ausmessungen nicht mit voller Exaktheit durchzuführen. Man kann deshalb annehmen, daß die Herzhöhe von Bild 57—63 (durch 36 σ) ungefähr stationär bleibt, während sie vorher, von Bild 49—57, also durch 48 σ, zuerst rasch und dann langsamer zugenommen hat. Auf jeden Fall zeigt dieser Teil der Kurve, was schon früher erwähnt wurde und auch die anderen Ausmessungen zeigen werden, daß während der Diastole die Herzausdehnung regelmäßig und anfangs rasch, später sich verlangsamend durchgeführt wird. Von Bild 63 zu Bild 64 jedoch erfolgt eine abrupte

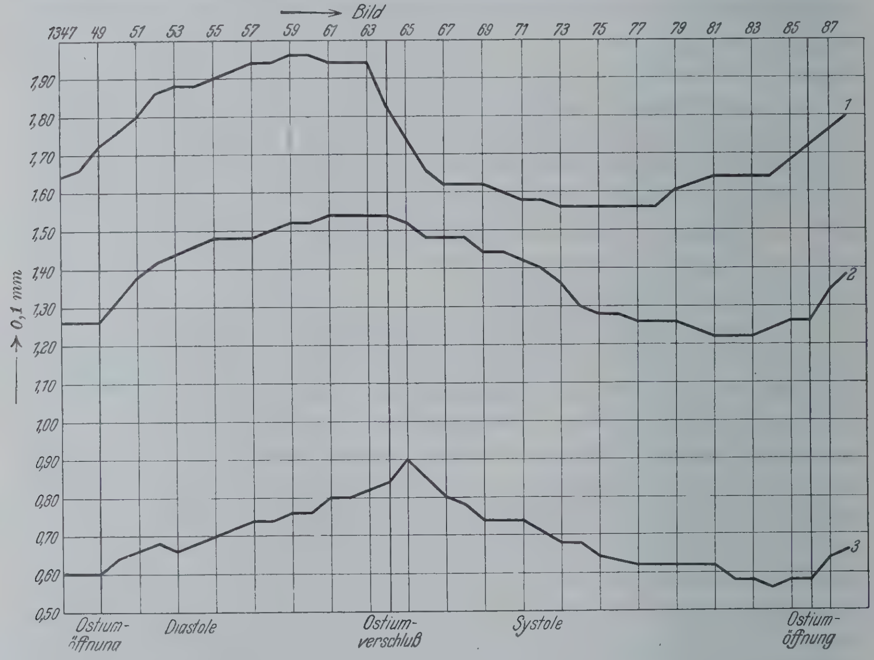


Abb. 6. *Herz von Holopedium gibberum.* Veränderungen der durch das Ostium gelegten Herzhöhe (Kurve 1), der mittleren Breite der Herzkuppe (Kurve 2) und der Höhe des hinteren Zipfels (Kurve 3) während einer ganzen Pulsation. In Bild 1349 und 1386 erfolgt Ostiumöffnung (Beginn der Diastole), in Bild 1364 Ostiumverschluß (Beginn der Systole).

und kräftige Verkürzung der Herzhöhe, sie beträgt 0,12 mm und ist in der kurzen Zeitspanne von 6 σ durchgeführt. Während in Bild 63 das Ostium noch offen ist, wenn auch nur mehr als schmaler Spalt, was, wie erwähnt, infolge der durch die Wandungselastizität verursachten Spannung der federnden Ostienlippen bewirkt wird, ist in Bild 64 das Ostium fest geschlossen. Diese plötzliche, kräftige Verkürzung der Herzhöhe, die den Ostiumverschluß durchführt, ist auf Rechnung der Kontraktion der beiden, des oberen und des unteren Ostiumschließmuskels zurückzuführen. Die kräftige Verkürzung der Herzhöhe schreitet dann noch weiter fort, aber nur durch kurze Zeit, in Bild 67, 18 σ nach dem Ostium-

verschlusse, ist die Herzhöhe auf 1,62 mm gesunken. Sie nimmt bis Bild 73, durch weitere 36 σ, nur mehr um 0,06 mm bis auf 1,56 mm ab. Dies zu einer Zeit, wo nicht einmal die halbe Dauer der Systole erreicht ist. Bis zur Wiederöffnung des Ostiums dauert es noch 78 σ.

In dieser Maximalverkürzung erhält sich aber die Herzhöhe nicht lange. Schon ab Bild 78 erfolgt eine geringfügige Erhöhung, die bis Bild 81 anhält (Zuwachs 0,08 mm). Diesen Zuwachs führe ich, wie erwähnt, auf eine passive Dehnung zurück, die im Gefolge der kräftigeren Kontraktion des hinteren Herzzipfels und der damit in Zusammenhang stehenden Steigerung des Binnendruckes stattfindet. Nun kommt es wieder zu einem Stillstande. Endlich, 2 Bilder (von Bild 84—86) vor Öffnung des Ostiums (12 σ vorher), beginnt ein kräftiger Längenzuwachs der Herzhöhe, der kontinuierlich übergeht in die im Anfange der Diastole erfolgende Höhenzunahme. Dieses Höherwerden kann wohl nur zurückgeführt werden auf die nun einsetzende Erschlaffung der beiden Ostienschließmuskeln, denen sich entweder gleich oder wahrscheinlich in raschem Gefolge auch die nächst gelegenen Wandkonstriktoren mit Erschlaffung anschließen. Diese hier einsetzende Dilatation der Ostiumschließmuskeln bewirkt, daß die elastischen Kräfte der Ostienlippen frei werden und diese ihre Ruhelage annehmen, die durch den durchgebogenen Zustand repräsentiert ist. Das Ostium öffnet sich demnach. Ich glaube, daß diese eigenartige Form der Kurve, die die Höhenveränderung der Herzmitte, in die das Ostium fällt, wiedergibt, in eindringlicher Weise die oben gegebene Erklärung des Öffnungs- und Schließmechanismus des Ostiums nahelegt. Kurz vor der Öffnung des Ostiums erschlaffen die Ostiumschließmuskeln und bewirken dadurch deren Öffnung, kurz vor Verschluß des Ostiums verkürzen sich die Schließmuskeln kräftig und haben so den Verschluß des Ostiums zur Folge.

Die beiden übrigen Kurven ergänzen das Bild von der Arbeitsweise des Herzens in der Systole und präzisieren die oben gegebene Darstellung. Besprechen wir zuerst Kurve 2 (Abb. 6), die die Änderungen des Breitendurchmessers der Herzkuppe wiedergibt. Über den Diastoleteil ist wenig zu sagen. Auch hier wieder eine regelmäßige, zuerst starke, dann abnehmende Breitenzunahme, die offensichtlich allein auf die elastische Ausdehnung der Herzwandung infolge Erschlaffung der gesamten Konstriktorenmuskulatur zurückzuführen ist. Nur ist hier hervorzuheben, daß die Breitenzunahme erst mit der Öffnung des Ostiums beginnt und daß vor Verschluß des Ostiums keine Abnahme erfolgt.

Ein wieder etwas unregelmäßigeres Bild bietet der Systoleteil. Zuerst, vom Moment des Ostiumverschlusses (Bild 64) ab, findet eine allmähliche und geringfügige Breitenabnahme statt. Vom Bild 72 ab, also erst 48 σ nach Ostiumverschluß, kommt es zu einer kräftigeren Breitenverminderung, die jedoch nur von kurzer Dauer ist. Ab Bild 75 ist ein ziemlich

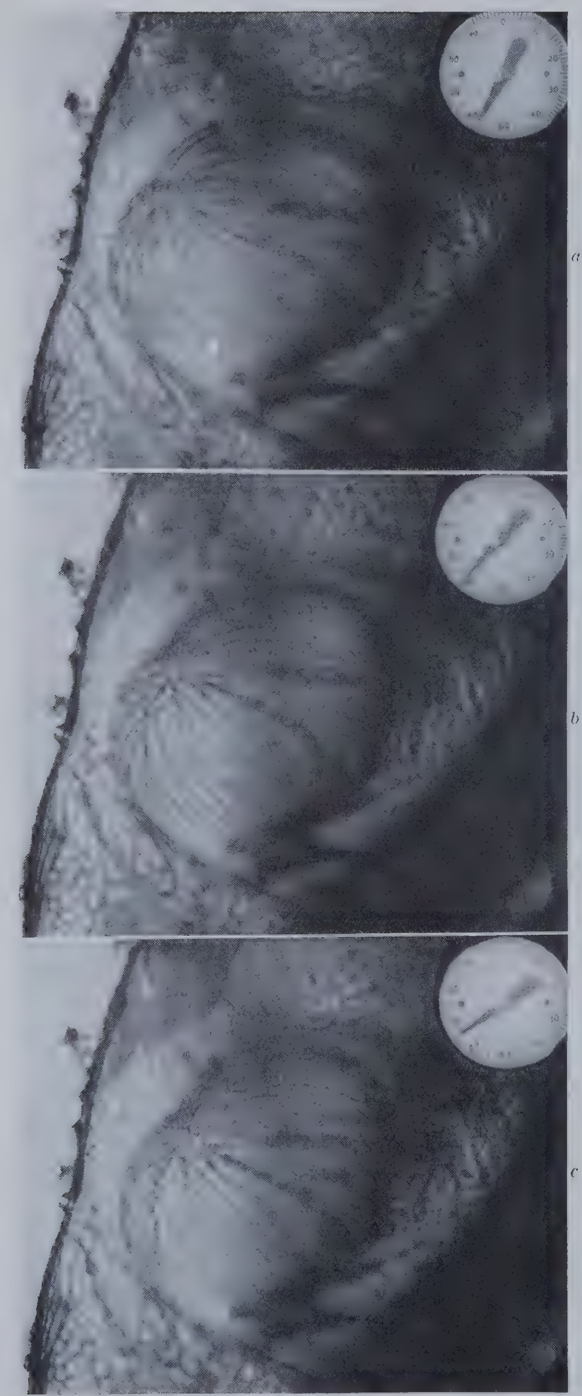
stationärer Zustand erreicht, es kommt dann nur mehr zu einer geringfügigen Verkürzung, die bald noch innerhalb der Systoleperiode wieder aufgegeben wird. Diese charakteristische Form der Breitenverkürzung der Herzkuppe in der Systole läßt folgende Erklärung zu. Wir müssen uns vor Augen halten, daß in diesem Herzteile zwei Muskelsysteme im Spiele stehen, die Wandkonstriktoren und die sagittale Innenmuskulatur, und beide zur Breitenverkürzung beitragen; die Wandkonstriktoren insofern als sie (vgl. Abb. 1 und 2) die Seitenkonturen des Herzdreiecks bei ihrer Kontraktion herabdrücken und so eine Breitenabnahme bewirken. Auf ihre Wirkung ist wohl die anfängliche, allmählich fortschreitende und geringfügige Breitenabnahme der Herzkuppe (bis Bild 72) zurückzuführen. Die dann einsetzende, kurze, aber kräftige Breitenverkürzung ist wohl auf Rechnung der erst später erfolgenden Kontraktion der sagittalen Innenmuskulatur zu setzen, auf die die früher erwähnte konkave Durchbiegeung der Seitenkonturen des Herzens zurückgeht. Daß der Breitendurchmesser der Herzkuppe im Endstadium der Diastole sich geringfügig vergrößert, kann wohl auch hier wieder mit der zu dieser Zeit noch erfolgenden Höhenverkürzung des hinteren Herzzipfels erklärt werden. Sie wäre wieder, wie die Höhnenzunahme der Herzmitte, als passive Dehnung durch die in dieser Region bewirkte Drucksteigerung aufzufassen.

Wieder ein anderes Bild zeigt die Kurve 3 (Abb. 6), die die Veränderungen der Höhe des hinteren Herzzipfels wiedergibt. Im allgemeinen ist sie von ziemlicher Regelmäßigkeit und zeigt eine ziemlich stetige Zunahme der Höhe in der Diastole und eine stetige Abnahme in der Systole an. Bemerkenswert ist erstens, daß die Höhenzunahme etwas in die Systoleperiode hinüberreicht. Die Erklärung dieser Erscheinung ist sehr einfach, wenn wir hier wieder annehmen, daß die plötzlich mit Verschluß des Ostiums einsetzende kräftige Verkürzung der mittleren Wandkonstriktoren und die damit einhergehende Binnendrucksteigerung den hinteren Herzzipfel passiv zur Dehnung bringt. Erst etwas später, ab Bild 65, beginnt die Kontraktion der hier gelegenen Wandkonstriktoren. Auffällig ist hier zweitens, daß gegenüber den beiden zuerst besprochenen Kurven, wo stets nur in einem kurzen Zeitabschnitte der Systole eine stärkere Verkürzung zu verzeichnen war, hier die Verkürzung sich so ziemlich über die ganze Systoleperiode erstreckt und sich dabei in ungefähr gleichbleibender Stärke vollzieht. Die Erklärung dafür kann in folgendem gesehen werden: Vor allem müssen wir bedenken, daß dieser hintere Zipfel eine Art Blindsack darstellt und hier deshalb, da die ausgiebigste Kapazitätsverminderung bei der Konstriktorenverkürzung in den mittleren Herzpartien stattfindet, eine Blutstauung erfolgt und so ein beträchtlicher Überdruck herrscht. Es mag sein, daß darum hier die Muskelverkürzung, da sie gegen diesen Überdruck aufkommen muß, ver-

langsamt vor sich geht. Dann ist zu berücksichtigen, worauf schon früher hingewiesen wurde, daß das Herz in der Systole eine Verlagerung nach vorn zu erfährt. Da die Höhenausmessungen nur entlang einer durch Fixpunkte des Körpers gelegten Maßlinie vorgenommen werden können, ist es selbstverständlich, daß die bei dieser Ausmessung festgestellten Höhendurchmesser nicht stets an gleicher, sondern an einer im Verlaufe der Systole immer weiter zurückliegenden Stelle durchgeführt und so stets schmälere Stellen gemessen wurden. Die in der Kurve aufscheinenden Höhenverkürzungen entsprechen demnach nicht ausschließlich einer durch Muskelkontraktion hervorgerufenen Höhenabnahme, sondern es spielt dabei auch diese Verschiebung des Herzzipfels nach vorn mit eine Rolle. Da aber, wie aus Kurve 1 und 2 zu ersehen ist, die wesentlichen Muskelverkürzungen im mittleren Herzabschnitte in der ersten Halbzeit der Systole erfolgen, während hier die Höhenabnahme bis gegen Schluß der Systole anhält, ist daraus der Schluß zu ziehen, daß die kräftigsten Muskelverkürzungen im Herzzipfel erst in der zweiten Hälfte der Systole (insbesondere ab Bild 81—84) erfolgen. Ich glaube, aus all den geschilderten Verhältnissen schließen zu können, daß die Kontraktion der Wandkonstriktoren nicht gleichzeitig, sondern metachron erfolgt, von der Herzmitte ausgehend, wo sie mit den Ostienschließmuskeln beginnt und allmählich auf die dahinterliegenden übergreift, so daß sie erst zum Schlusse auch die Konstriktoren des hinteren Herzzipfels erfaßt. In der Positivprojektion macht sich gerade diese Schlußkontraktion besonders bemerkbar, da zu dieser Zeit, wie auch die Kurvenbilder zeigen, in den vorderen Herzteilen keine wesentlichen Veränderungen mehr vor sich gehen. Ob auch die vom Ostium nach vorn gelegenen Wandkonstriktoren nicht gleichzeitig, sondern nach vorn fortschreitend in die Kontraktion eintreten, dafür lassen sich aus den Filmaufnahmen keine Belege herauslesen, doch halte ich auch dies für wahrscheinlich.

Durch die Kurvenbilder findet demnach die weiter oben gegebene Darstellung der Herzmechanik eine weitere Bestätigung und genauere Ausführung.

Daß die hier gegebene Interpretation der Mechanik des Herzens nicht nur für *Holopedium* zutrifft, sondern allgemeinere Geltung für die Cladoceren besitzt, geht aus der schon früher erwähnten Mikrozeitlupenaufnahme des Herzens von *Daphnia pulex* hervor. Auch hier finden sich die ganz gleichen Erscheinungen. Diese sind: Erstens plötzliches Öffnen der Ostien unter Erhöhung des mittleren Herzdurchmessers, so daß die Ostienöffnung auch hier mit einem Erschlaffen der wohl auch hier ausgebildeten Schließmuskeln in Zusammenhang gebracht werden kann. Zweitens folgt auch hier auf ein anfängliches maximales Klaffen im Verlaufe der Diastole im Zusammenhang mit der Dehnung der Wandung eine Verengerung der Ostienöffnung bis auf einen in dieser Periode nie-



mals überschrittenen Minimalbetrag. Dann erst folgt drittens plötzlich im Übergange von der Diastole zur Systole Ostiumverschluß, wobei auch hier wieder aus den Filmbildern deutlich hervorgeht, daß dieser durch rasche Kontraktion der Ostienschließmuskeln erfolgt. Gerade dieser Vorgang kommt in der *Daphnia*-Aufnahme deutlich zum Ausdruck. Das Herz ist hier schräg seitlich-dorsal aufgenommen, so daß man auf den dorsalen „Nabel" Aufblick besitzt, von dem aus alle Konstriktoren, welche hier nur in Form der zu Reifen geschlossenen Wandmuskeln vorhanden sind, und natürlich auch die Ostienschließmuskeln ihren Ausgang nehmen. Im letzten Bilde der Dia-

Abb. 7. *a—c Herz von Daphnia pulex.* 3 aufeinanderfolgende, vergrößerte Bilder aus einer Mikrozeitlupenaufnahme. — Frequenz 135 Bilder in der Sekunde, Zeitintervall zwischen 2 Bildern 7,4 σ. — In *a* Ende der Diastole, Ostium nur mehr als schmaler Spalt offen, in *b* und *c* geschlossen. Herzkontur oberhalb des Ostiums (und des Nabels) in *a* eine gerade Linie, in *b* und *c* eingedellt und Nabel einwärts verschoben, was auf Kontraktion des oberen Ostiumschließmuskels hinweist.

stole (Abb. 7 *a*) stellt die am Nabel vorbeilaufende Herzkontur eine gerade Linie dar, im nächsten und folgenden Bilde dagegen (Abb. 7 *b* und *c*) ist die gleiche Herzkontur eingedellt und die Nabelstelle hat sich einwärts verschoben, dem oberen Ostiumwinkel stark genähert. Das ist nur nach der oben gegebenen Erklärung verständlich. Der oder, genauer ausgedrückt, die beidseitigen Ostienschließmuskeln haben sich plötzlich kontrahiert, die oberen Winkel der beiden Ostien haben sich dadurch einander genähert und die dorsale Herzwölbung ist so flacher geworden. Dies kommt in den Filmbildern darin zum Ausdruck, daß infolge der vorliegenden Schrägansicht der Nabel einwärts verschoben erscheint. Daß es insbesondere die Ostiumschließmuskeln sind, die sich zuerst kontrahieren, und die eigentlichen Konstriktoren mit der Zusammenziehung erst nachfolgen, geht daraus hervor, daß vor allem nur die Verbindungslinie zwischen den beiden oberen Ostiumwinkeln eine

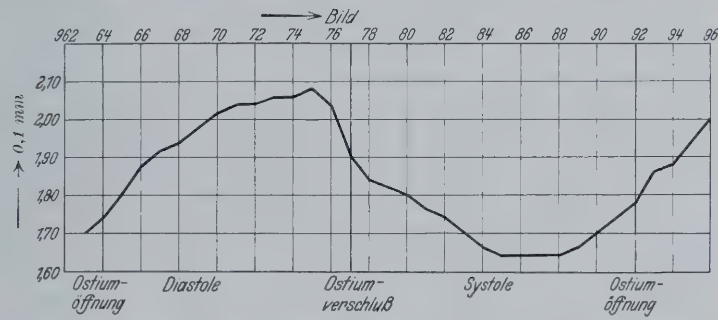


Abb. 8. *Herz von Daphnia pulex.* Veränderungen der durch das Ostium gelegten Herzhöhe während einer ganzen Pulsation. In Bild 964 und 992 Ostiumöffnung (Beginn der Diastole), in Bild 977 Ostiumverschluß (Beginn der Systole).

Verkürzung erfährt. Dadurch kommt die in den Bildern so deutliche Eindellung der am Nabel vorbeiziehenden Herzkontur zustande. Gerade das Entgegengesetzte spielt sich im Moment der Ostienöffnung ab.

Um auch diese bei *Daphnia* obwaltenden Verhältnisse besser zu veranschaulichen, bringe ich in Abb. 8 eine Kurve, die die Höhenveränderungen des Daphnienherzens im Niveau des Ostiums darstellt. Die Ausmessungen wurden hier in gleicher Weise wie bei *Holopedium* unter dem Vergrößerungsapparat bei insgesamt 500facher Vergrößerung vorgenommen. Der Kurvenverlauf ist dem von *Holopedium* (Abb. 6, *1*) sehr ähnlich. Auch hier wieder in der Diastole erst starker, dann sich verringernder Anstieg der Kurve. Dann zwei Bilder vor dem Ostiumverschluß steiler Abfall, der insbesondere auf Rechnung einer energischen Verkürzung der Ostiumschließmuskeln zu setzen ist. So kommt es in Bild 977 zum Ostiumverschluß. Die Höhenverkürzung geht im ersten Teile der Systole weiter und erreicht ungefähr in der Halbzeit der Systole das Maximum. Nach kurzem Stillstande setzt auch hier wieder geraume

Zeit vor der Ostiumöffnung eine Erhöhung ein, die wohl auch anfänglich einer Steigerung des Binnendruckes, also einer passiven Dehnung zuzuschreiben ist. Denn die Positivprojektion der Filmaufnahmen zeigt, daß gegen Ende der Systole die Konstriktoren der Herzhinterwand eine kräftige Kontraktion ausführen, die fast den Eindruck einer Eindellung dieser Wand hervorruft. Dann kommt es zu einer aktiven Verlängerung der Ostiumschließmuskeln, durch die — in Bild 92 — das Aufspringen des Ostiums herbeigeführt wird. Auch hier findet sich also eine deutliche Abnahme der Herzhöhe im Niveau des Ostiums vor dessen Verschluß und eine deutliche Zunahme vor der Ostiumöffnung. Auch hier stellen demnach, wie bei *Holopedium*, die Ostiumschließmuskeln denjenigen Mechanismus dar, der die Bewegungsvorgänge der Ostienlippen verursacht.

Leider sind in der von *Daphnia* angefertigten Filmaufnahme, da auf eine Scharfeinstellung vor allem der Oberfläche des Herzens Wert gelegt wurde, und infolge darüberliegender Organe Vorder- und Hinterkontur des Herzens nicht so scharf abgebildet, daß auch andere Dimensionen in ihren Veränderungen während einer Pulsation ausgemessen werden konnten, und so muß ich mich bei dieser Aufnahme mit den gegebenen Konstatierungen, die immerhin einen wichtigen Punkt betreffen, begnügen.

Wenn wir die mit der Methode der Mikrozeitlupenaufnahme über den Mechanismus des Cladocerenherzens erreichten Feststellungen nun zu einem Gesamtbilde zusammenfassen, so ist folgendes auszusagen: Das Cladocerenherz stellt ein nur aus wenigen verschiedenen Bauelementen gefügtes Gebilde dar, die jedoch auf das genaueste in ihren technischen Eigenschaften aufeinander abgestimmt sind. Wir haben erstens zwei elastische Elemente, die Intima zusammen mit den Wandkonstriktoren, die die eigentliche Umwandung des Herzens bilden und die, in der Systole zusammengezogen, in der Diastole vermöge ihrer Elastizitätskräfte sich wieder ausdehnen. Das zweite elastische Element sind die Ostiumlippen; sie können am besten in ihren mechanischen Eigenschaften gebogenen Stahlbändern verglichen werden, die, an ihren Enden miteinander verlötet, durch Zug zum Zusammenlegen gebracht werden, bei Aufhören der Zugkraft in ihre Ruhelage auseinanderspringen und damit das Ostium zur Öffnung bringen. Die Elastizität der Herzwandung und die Federkraft der Ostiumlippen sind genau aufeinander abgestimmt, derart, daß bei der elastischen Erweiterung der Herzwand die Federkraft der Ostiumlippen nur teilweise überwunden wird und es so nur zu einer Verengerung, niemals aber zu einem Verschluß der Ostiumöffnung kommt. Dieser Verschluß wird immer erst durch die aktive Kontraktion der Ostiumschließmuskeln, die als erste Muskelkontraktion bei der Systole einsetzt, bewerkstelligt. Damit wird erreicht, daß während der ganzen Dauer der

Diastole das Ostium offenbleibt, beim ersten Beginn der Systole es sich aber sofort schließt und die Energie der nun in der Systole weiter sich abspielenden Kontraktionsvorgänge der Konstriktoren ganz zur Austreibung des Herzinhaltes durch die Aortenöffnung in den Tierkörper Verwendung finden kann. Die Konstriktoren scheinen nicht gleichzeitig in Kontraktion zu treten, sondern allmählich, nach einem bestimmten Zeitgesetz, was uns ja sehr zweckmäßig erscheinen muß, als damit nicht zu Beginn der Systole ein übermäßig starkes Druckgefälle erzeugt wird, das allmählich abnimmt, sondern durch den Zeitraum der ganzen Systole ein mehr weniger gleichmäßiges Druckgefälle hergestellt wird, das genügt, um die Blutbewegung während ihrer Dauer in gleichmäßiger Weise aufrecht zu erhalten. Unter den Konstriktoren sind die Ostiumschließmuskeln dadurch ausgezeichnet, daß sie die ersten sind, die in die Kontraktion eintreten, und damit den für einen Erfolg der Systolekontraktion notwendigen Zustand des Herzens, nämlich den Ostiumverschluß, herstellen. Es ist einzusehen, daß, wenn die genaue Abstimmung der technischen Eigenschaften der in Betracht kommenden Gewebe und die genau geregelte Zeitgesetzlichkeit der aktiven Vorgänge irgendwie gestört ist, eine erfolgreiche Herztätigkeit nicht zustande kommen könnte.

Zum Schlusse möchte ich noch kurz auf einige quantitative Verhältnisse eingehen: Die Ausmessungen des *Holopedium*-Herzens haben ergeben, daß sowohl die Verkürzung der Höhe als auch die des Breitendurchmessers der Mitte der Herzkuppe etwa 20% beträgt. Nur beim hinteren Herzzipfel beträgt die Verkürzung wesentlich mehr, nämlich 40%. Diese scheinbar hohe Verkürzung ist jedoch zum Teil auf die Verschiebung dieses Herzteiles nach vorne zurückzuführen, wodurch, wie früher erwähnt, verschiedene Querschnitte desselben zur Ausmessung gelangten, da die Maßlinie ja durch fixe Körperpunkte gelegt war. Auch die Verkürzung des Höhendurchmessers des Daphnienherzens beträgt ungefähr 20%.

Unter Zugrundelegung dieser Daten ist es möglich, wenigstens annäherungsweise den Voluminhalt der beiden untersuchten Herzen sowohl in maximaler Diastole als auch in maximaler Systole zu errechnen und so eine beiläufige Schätzung ihres Schlagvolumens zu erhalten. Die Volumenberechnung des *Holopedium*-Herzens habe ich auf folgender approximativer Basis durchgeführt: Da, wie schon S. 713 beschrieben, dieses Herz ungefähr ein dreiseitiges Prisma darstellt, wurde die Grundfläche desselben — diejenige Herzfläche, die sich in Seitenansicht des Tieres darbietet — einerseits durch Ausmessung, andererseits durch Berechnung aus Grundlinie (der dem Darme parallellaufenden Kontur) und Höhe berechnet. Aus Ausmessungen von Schnittpräparaten wurde überdies die durchschnittliche Herzdicke = die Höhe des Prismas in

ihrem Verhältnis zur Herzlänge und -breite festgestellt. Es ergab sich, daß sich Länge : Höhe : Dicke ungefähr wie 3 : 2 : 1 verhalten. Die Länge des aufgenommenen Herzens beträgt 0,28 mm, die Höhe 0,196 mm, die Dicke errechnet sich zu etwa 0,095 mm. Diese Maße gelten für die maximale Diastole, das daraus errechnete Herzvolumen beträgt 0,0026 cmm. Die zum Teile direkt gemessenen (Länge und Höhe), zum Teile errechneten (Dicke) entsprechenden Maße für die maximale Systole, die durchschnittlich 20% niedriger sind, ergeben ein kleinstes Herzvolumen von 0,0013 cmm. Das Schlagvolumen des aufgenommenen *Holopedium*-Herzens beträgt demnach 0,00128 cmm oder ungefähr 50% seines größten Volumens. Bei jeder Kontraktion wird also ungefähr die Hälfte des Blutinhaltes ausgepreßt. Trotz der nicht übermäßig großen (nur 20% der Durchmesser betragenden) Zusammenziehung des Herzens ist dennoch, wie man sieht, die Ergiebigkeit dieser Herzpumpe eine ziemlich beträchtliche. Da von diesem Herzen 270 Schläge in der Minute geleistet werden, beträgt das Minutenvolumen 0,346 cmm.

Zu dem gleichen Resultate gelangt man bei Errechnung der entsprechenden Volumina des *Daphnien*-Herzens, trotzdem seine Gestalt wesentlich von der des *Holopedium*-Herzens abweicht. Das *Daphnien*-Herz stellt im Längsschnitt eine Ellipse dar, deren große Achse nur um geringfügiges länger ist als die kleine. Da jedoch die vorderste Partie, die in die Aortenöffnung ausläuft, bei der Kontraktion in der Systole nicht beteiligt ist, ist es wohl gerechtfertigt, der Berechnung eine Kugelform, deren Durchmesser der kleinen Achse entspricht, zugrunde zu legen. Unter dieser Annahme kommt man zu folgenden Größen: Der Höhendurchmesser (die kleine Achse) hat bei dem aufgenommenen Herzen eine Länge von 0,208 mm. Der Radius des zu berechnenden Kugelvolumens beträgt demnach 0,104 mm. Das Volumen ist dann gleich 0,00484 cmm, es ist dies der Fassungsinhalt bei maximaler Diastole. Die bei extremer Systole gemessene Höhe ist 0,164 mm, also um 21% kürzer als in der Diastole. Das daraus errechnete Herzvolumen ist gleich 0,00231 cmm. Das Schlagvolumen beträgt demnach 0,00253 cmm, was wieder ungefähr gleich 50% des Diastolevolumens ist. Das Minutenvolumen des gefilmten Herzens beträgt, da die Schlagfrequenz in der Minute 285 ist, 0,722 cmm.

Leider läßt sich bei beiden Tieren sehr schwer auch nur annäherungsweise der Fassungsinhalt ihres Körpers für Blutflüssigkeit abschätzen, da bei ihrer komplizierten Körperkonfiguration und dem unregelmäßigen, den ganzen Körper durchsetzenden Lakunensystem keine halbwegs gesicherten Anhaltspunkte für eine Abschätzung gefunden werden. Und so kann auch keine Aussage über die Zeit gemacht werden, innerhalb derer die Blutflüssigkeit einmal durch den ganzen Körper getrieben wird.

Zusammenfassung.

Das Herz von *Holopedium gibberum* besitzt außer den sonst den Cladoceren allein zukommenden, reifenförmig ausgebildeten Wandmuskeln noch das Lumen seines dorsalen Abschnittes sagittal durchsetzende Binnenmuskeln.

Das mit der Mikrozeitlupe aufgenommene Herz von *Holopedium* zeigt eine Pulsationsfrequenz von 270 Schlägen in der Minute, das von *Daphnia pulex* eine solche von 285 Schlägen. Die Systole dauert bei beiden Tieren ungefähr $1^{1}/_{2}$mal solange als die Diastole.

Die Ausdehnung des Herzens in der Diastole wird allein durch die Elastizität der Wandung durchgeführt, die Zusammenziehung in der Systole durch die Konstriktorenmuskeln. Das Konstriktorenmuskelsystem vollführt nicht gleichzeitig die Kontraktion, sondern nacheinander nach einem bestimmten Zeitgesetz.

Die Ostienlippen sind nicht, wie bisher angenommen wurde, Muskelbänder, sondern nicht verkürzbare, federnde Elemente, deren Ruheform durchgebogen ist. Im ungespannten Zustande klafft das Ostium deshalb mit linsenförmiger Öffnung, die die Ostienlippen in der Ruhe umgreifen. Im Verlaufe der Diastole verengert sich die Ostiumöffnung dadurch, daß die Lippen durch die sich ausdehnende Herzwand allmählich gespannt werden und sich so strecken, ohne jedoch dabei vollständig gestreckt zu werden und so zu einem Ostienverschluß zu führen. Im dorsalen und ventralen Winkel des Ostiums setzen besonders differenzierte, der Wandmuskulatur zugehörige Muskeln an, der obere und der untere Ostiumschließmuskel. Diese sind es, die bei Beginn der Systole zuerst zur Kontraktion gelangen, die Ostienlippen zur Geraden spannen und dadurch den dichten Verschluß des Ostiums herbeiführen. Dieser Verschluß hält durch die ganze Dauer der Systole an. Sie sind es auch, die als erste bei beginnender Diastole erschlaffen, wodurch die Federkraft der Ostienlippen freigegeben wird. Die Lippen springen in die durchgebogene Ruheform zurück, mit großer Schnelligkeit, in einer Zeitspanne, die weniger als 6 σ dauert. Dadurch wird bewirkt, daß das Ostium vom ersten Beginne der Diastole an offen steht. Bei *Daphnia pulex* läßt sich der gleiche Öffnungs- und Schließmechanismus des Ostiums an Hand der Mikrozeitlupenaufnahme nachweisen.

Die weitere Kontraktionsfolge in der Systole bei *Holopedium gibberum* ist die, daß sofort auf die Kontraktion der Ostienschließmuskeln diejenige der in ihrer Nachbarschaft gelegenen Wandmuskeln erfolgt; durch sie erfahren als erste die mittleren Partien des Herzens eine Höhenverkürzung. Darauf folgt Kontraktion der sagittalen Binnenmuskeln, wodurch der Breitendurchmesser der Herzkuppe verringert wird. Erst gegen Ende der Systole kontrahieren sich die Wandmuskeln des hinteren Herzzipfels.

Approximative Berechnungen haben ergeben, daß sowohl bei *Holopedium gibberum* als auch bei *Daphnia pulex* bei einer Herzkontraktion ungefähr die Hälfte des Blutinhaltes ausgetrieben wird.

Literatur.

v. Brücke, E. Th.: Die Bewegung der Körpersäfte. In: Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie der Tiere **1**, 1. Hälfte (1925). — **Claus, C.:** Zur Kenntnis der Organisation und des feineren Baues der Daphniden und verwandter Cladoceren. Z. Zool. **27** (1876). — **Gerschler, W.:** Über ein Extremitätenorgan zur Regelung der Blutzirkulation bei *Leptodora kindtii* (Focke). Zool. Anz. **36** (1910). — **Knoll, Ph.:** Über die Herztätigkeit bei einigen Evertebraten und deren Beeinflussung durch die Temperatur. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **102**, Abt. 3 (1893). — **Leydig, F.:** Naturgeschichte der Daphniden. Tübingen 1860. — **Sars, G. O.:** Norges Ferskvandskrebsdyr. 1. Afsnit: Branchiopoda. I. *Cladocera Ctenopoda.* Christiania 1865. — **Storch, O.:** Über eine Einrichtung für mikroskopische Zeitdehneraufnahmen und über die wissenschaftliche Auswertung von Filmaufnahmen. Z. Mikrosk. **46** (1929). — **Weismann, Aug.:** Über Bau und Lebenserscheinungen von *Leptodora hyalina.* Z. Zool. **24** (1874). — **Zaddach, E. G.:** *Holopedium gibberum,* ein neues Crustaceum aus der Familie der Branchiopoden. Arch. Naturgesch. **21** (1855).

Aufnahmebedingungen:

1. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Sie darf noch nicht — ganz oder teilweise — in einer der vier Weltsprachen veröffentlicht sein. Bloße Bestätigung bereits anerkannter Befunde können höchstens in kürzester Form Aufnahme finden. Vorläufige Mitteilungen sind unerwünscht. Polemiken sind auf Richtigstellung des Tatbestandes zu beschränken. Aufsätze rein spekulativen Inhalts werden nur ausnahmsweise dann aufgenommen, wenn sie geeignet sind, die Experimentalforschung anzuregen.
2. Die **Darstellung** muß kurz und in fehlerfreiem Deutsch gehalten sein. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Es genügt in der Regel, wenn durch wenige Sätze die behandelte Fragestellung klargelegt und durch einige Literaturnachweise der Anschluß an frühere Untersuchungen hergestellt wird.

   Der Weg, auf dem die Resultate gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methode nur dann Wert, wenn die Methodik wesentlich Neues enthält.
3. Mit der Beigabe von **Abbildungen** ist so sparsam wie möglich zu verfahren. Nach Möglichkeit sollten sich die Vorlagen, die in reproduktionsfähigem Zustand einzuliefern sind, für Strichätzung eignen. Die Vorlagen sind auf besonderen Blättern einzuliefern. Die Unterschriften zu den Abbildungen sind nicht auf den Vorlagen anzubringen, sondern dem Text auf besonderen Blättern beizufügen.
4. Jeder Arbeit ist am Schluß eine kurze **Zusammenfassung** der wesentlichsten Ergebnisse anzufügen. Sie soll den Raum einer Druckseite im allgemeinen nicht überschreiten.
5. Bei der Einsendung des Manuskriptes ist vom Autor anzugeben, ob der Inhalt der Arbeit schon an anderer Stelle mitgeteilt oder ob das Manuskript bereits einer anderen Zeit schrift zum Abdruck angeboten wurde. Fehlt die Erklärung, so geht dem Autor ein Fragebogen zu.
6. **Literaturangaben** sind bei Zeitschriftenaufsätzen mit Titel, Angabe von Band, Seite und Jahreszahl, bei Büchern mit Titel Verlagsort und Jahreszahl anzugeben.
7. **Methodisches, Nebensächliches und Protokolle** sind vom Autor für Kleindruck anzumerken.
8. **Doppeltitel** von Arbeiten, insbesondere solche, bei denen im Obertitel ein anderer Autorname genannt ist als im Untertitel, sind aus bibliographischen Gründen tunlichst zu vermeiden.
9. Das Institut, aus dem die Arbeit hervorgegangen ist, ist über dem Titel anzugeben.

Printed in Germany

Überreicht von dem Verfasser

Sonderabdruck aus

„PROTOPLASMA"

1932 Bd. XVI Heft 2

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Leipzig

KARL UMRATH:

DIE BILDUNG VON PLASMALEMMA (PLASMAHAUT) BEI NITELLA MUCRONATA

DIE BILDUNG VON PLASMALEMMA (PLASMAHAUT) BEI NITELLA MUCRONATA

Von **Karl Umrath**
(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Graz)

Mit 4 Textfiguren

Eingegangen am 18. Januar 1932

Seinerzeit habe ich kurz auf die Bildung einer selektiv kationenpermeablen Membran an Elektrodenspitzen, die in *Nitella*-Zellen eingestochen waren, hingewiesen (14). Für eine solche Plasmamembran oder -haut scheint sich jetzt die internationale Bezeichnung Plasmalemma einzubürgern. Seit einem Jahr habe ich an *Nitella* den Erregungsvorgang und die Bildung von Plasmalemma an eingestochenen Elektroden weiter untersucht. In dieser Mitteilung will ich nur die Plasmalemmabildung behandeln und über den Erregungsvorgang, über den demnächst in dieser Zeitschrift berichtet werden soll, nur soviel sagen, als zum Verständnis der Figuren notwendig ist.

Die Methodik ist nur eine weitere Ausbildung der seinerzeit von mir angewandten (14). Es wurden Mikroelektroden von oben her in eine *Nitella*-Internodialzelle eingestochen und die Potentiale dieser Elektroden gegen eine große, in das umgebende Wasser tauchende Elektrode und deren Veränderung nach Reizen registriert. In den Meßpausen tauchte die große Bezugselektrode in ein nebenstehendes Näpfchen mit 0,1 n KCl-Lösung um ein überflüssiges Ausdiffundieren von KCl in das die *Nitella*-Zelle umgebende Wasser zu vermeiden. Von diesem Wasser wurde vor jeder Reizung etwas entfernt, um die Zelle auch bei stärkerer Vergrößerung gut sichtbar zu machen, nachher wurde wieder Kulturwasser zugegeben. Die Mikroelektroden wurden aus Glas aus freier Hand durch wiederholtes Ausziehen über einem Mikrobrenner hergestellt. Die Spitze der Elektrode wurde unter dem Mikroskop bei etwa 70facher Vergrößerung aus freier Hand mit einem Messer auf die gewünschte Länge, beziehungsweise zum gewünschten Durchmesser gekürzt. Auf diese Weise war es mit fortschreitender Übung leicht, Mikroelektroden mit einem äußeren Spitzendurchmesser bis zu 4 μ herab und mit genügender Festigkeit zum Einstechen in *Nitella*-Zellen herzustellen. Die äußeren Spitzendurchmesser der verwendeten Elektroden waren nie über 30 μ, meist 10 μ und besonders bei stark das Protoplasma schädigender Elek-

trodenfüllung zwischen 4 und 10 μ. In diesen Grenzen war der Elektrodendurchmesser bei indifferenter Füllflüssigkeit ohne besonderen Einfluß und auch einige vergleichsweise verwendete Quarzelektroden ergaben keine abweichenden Resultate. Die Elektroden waren mit wäßrigen Lösungen reiner Salze gefüllt, die große in das umgebende Wasser tauchende und eine der eingestochenen Elektroden mit 0,1 n KCl. Die Ableitung aus den Elektroden erfolgte durch einen chlorierten Silberdraht. In ihrem weiten Ende befand sich zum Schutz vor Verdunstung ein Tropfen Parafinöl und darüber festes Paraffin. Die Halter der Mikroelektroden und die Umschalter zu den Elektrometern waren durch Bernstein isoliert. Eine derart gute Isolation erscheint mir in vielen Fällen unbedingt erforderlich und immer angezeigt. Zur Führung der Elektroden diente ein Mikromanipulator von Zeiß mit mehreren Stativen. Mir scheint für derartige Mikromanipulationen an größeren Objekten das neue Modell des Zeißschen Mikromanipulators wegen des großen Ausmaßes der Grobbewegungen besonders geeignet. Als Elektrometer habe ich zwei Lindemannelektrometer von Spindler & Hoyer, Göttingen, verwendet, welche sich auch bei diesen Untersuchungen bestens bewährt haben. Sie wurden durch je eine Punktlichtlampe beleuchtet und ihre Ausschläge wurden mit einem photographischen Registrierapparat von Edelmann, München, der auch für besonders langsamen Gang eingerichtet war, registriert. Der Faden des Lindemannelektrometers hat einen dicken Teil für Ablesung bei schwacher und einen dünnen für Ablesung bei starker Vergrößerung. Ich habe bei starker Vergrößerung den dicken Teil des Fadens registriert, damit auch bei raschen Elektrometerausschlägen deutliche Kurven verzeichnet werden. Wenn man will, ist es leicht, durch Registrierung des dünnen Fadenteils, viel schmälere Kurvenstriche zu erhalten. Die Zeit ist auf den Kurven durch eine ganze Sekunden anzeigende Jaquetsche Uhr markiert. Zwischen der großen in Wasser tauchenden Elektrode und dem Gehäuse der Elektrometer ließ sich an einem Gefälledraht für Eichausschläge eine Spannung von + 0,1 Volt einschalten. Die Eichausschläge geben zugleich die Koinzidenzmarken für die beiden Elektrometer ab. Zur elektrischen Reizung der Zellen diente ein nach Strommengen geeichtes Induktorium ohne Eisenkern mit variablem Widerstand im Primärkreis und variablem Rollenabstand, welch letzterer aber kaum benutzt wurde. Mit einer Wippe ohne Kreuz wurden die Schließungsschläge abgeblendet, die Öffnungsschläge der Zelle durch Platinelektroden, die in das Wasser tauchten, zugeleitet. Zur mikroskopischen Beobachtung des Einstechens der Elektroden und später der Plasmaströmung diente ein stereoskopisches Mikroskop nach Greenough von C. Zeiß, mit dem Stativ XB. Durch dieses Stativ gewinnt der Mikroskoptubus, unabhängig vom Tisch und vom Mikromanipulator eine große Beweglichkeit, was für diese Untersuchungen, insbesondere wenn zwei Elektroden in großem Abstand voneinander eingestochen wurden, besonders wertvoll war.

Wenn eine Elektrode in das Protoplasma einer *Nitella*-Zelle eingestochen ist, so kann sich, nach kürzerer oder längerer Zeit, Plasmalemma in verschiedenem Umfang an ihr bilden, was sich durch Beeinflussung des von dieser Elektrode ableitbaren Potentials in verschiedener Weise äußert.

Erstens kann die neue Membran nur die Elektrodenöffnung verschließen, wenigstens ohne allseits Anschluß an das alte,

durchstoßene Plasmalemma zu finden. Für die elektrische Potentialmessung wird in diesem Fall nur das Diffusionspotential an der Spitze der eingestochenen Elektrode durch ein Membranpotential ersetzt. Wegen der hohen Elektrolytkonzentration im Protoplasma und in den Elektroden, 0,1 n oder mehr, sind die Diffusionspotentiale gering, entweder unter oder nur wenig über der Grenze der Nachweisbarkeit. Enthält die Elektrode 0,1 n KCl, so ist auch das Membranpotential gegen Protoplasma nahezu Null und nicht nachweisbar, wie ich schon seinerzeit ausgeführt habe (14). Hingegen macht sich ein Membranpotential bei entsprechender, anderer Elektrodenfüllung stark geltend und diesen Umstand habe ich vor allem zum Nachweis der Plasmalemmabildung ausgenützt, wie die späteren Ausführungen zeigen sollen.

Zweitens kann die neugebildete Membran, die Elektrodenspitze umgreifend, einen mehr oder weniger vollkommenen Anschluß an das alte, durchstoßene Plasmalemma finden. In diesem Fall scheint, bei guter Ausbildung des neuen Plasmalemmas, die eingestochene Elektrode vom Protoplasma abgekapselt und nur mehr durch einen kapillaren Spalt entlang des Glases mit dem umgebenden Wasser in Verbindung. Auf solche Umstände kann man schließen, wenn von einer eingestochenen Elektrode bei Erregungsvorgängen der Zelle keine Potentialänderungen, also keine Aktionsströme mehr abgeleitet werden können. In manchen Fällen, insbesondere auch als Vorstufe zu der eben besprochenen Erscheinung, sind die von einer Elektrode ableitbaren Aktionsströme nur reduziert, ebenso das negative Potential der Elektrode, dieses aber meist viel weniger als die Aktionsströme. In solchen Fällen dürfte das neugebildete Plasmalemma erst eine unvollständige Abkapselung der Elektrodenspitze bedingen, wobei es vor allem auf das Verhältnis der Widerstände ankommon mag, über welche die Elektrode einerseits direkt mit dem umgebenden Wasser und andererseits durch das Protoplasma mit dem umgebenden Wasser in Verbindung steht. Es steht mit der Deutung der beschriebenen Erscheinung in Übereinstimmung, daß sie besonders an sehr wenig tief eingestochenen Elektroden häufig, beziehungsweise bald nach dem Einstich auftritt, deren Spitzen eben aus räumlichen Gründen besonders leicht abgekapselt werden können, und daß man sie oft beseitigen kann, wenn man die betreffende Elektrode tiefer einsticht oder auch nur etwas auf und ab bewegt, wodurch man offenbar das abkapselnde Plasmalemma zerreißt.

Wie zu erwarten, haben Elektroden mit starker Plasmalemmabildung einen sehr großen Widerstand, etwa 10^8 Ohm oder mehr, kenntlich

an der hierdurch bedingten Empfindlichkeit der Elektrometernadel gegen Influenzwirkungen.

Zieht man eine Elektrode, an der sich Plasmalemma gebildet hat, aus der Zelle heraus, so hat dieselbe zunächst gegenüber der Bezugselektrode nur ein sehr geringes Potential, das auch nicht wesentlich davon abhängt, in welche Flüssigkeit die beiden Elektroden tauchen. Es scheint an einer eben aus der Zelle gezogenen Elektrode noch Protoplasma zu haften, dessen Diffusionspotential gegen die verschiedenen Lösungen gering ist. Taucht man die Elektrodenspitze für eine halbe Stunde oder länger in 0,1 n KCl, so wird der Protoplasmarest offenbar weggelöst. In 0,1 n KCl behält die mit Plasmalemma behaftete Elektrode auch jetzt noch gegenüber der Bezugselektrode das Potential Null, in stärker verdünnten Lösungen nimmt sie jetzt aber ein negatives Potential an, und zwar, wie ich seinerzeit schon ausgeführt habe (14), bei gut ausgebildetem, dichtem Plasmalemma in demselben Ausmaß, wie es bei einer selektiv kationenpermeablen Membran zu erwarten ist. Ich kann dem jetzt noch hinzufügen, daß solche Elektroden in Lösungen mit höherem K-Gehalt positiv gegenüber der Bezugselektrode sind. Es muß hierfür der Plasmalemmaverschluß allerdings ein dichterer sein, als zum qualitativen Nachweis des Einflusses verdünnter Lösungen, da der potentialherabsetzende Einfluß von Rissen in der Membran bei Anwendung konzentrierter Lösungen, wegen deren größerer Leitfähigkeit, größer ist.

An drei Elektroden mit dichtem Plasmalemmaverschluß habe ich diesen durch Eintauchen in verdünnte Salzsäure umgeladen, wodurch diese Elektroden nun umgekehrt wie sonst in Wasser und verdünnten Lösungen positiv, in konzentrierten KCl-Lösungen negativ gegen die große Bezugselektrode wurden. Eine Elektrode, die in Wasser vorher — 132 Millivolt annahm, nahm nach der Umladung + 106 Millivolt an, eine andere vorher — 88, nachher + 64 Millivolt. Die Umladung verschwindet in alkalischer Lösung bald wieder. Eine derartige Umkehr selektiver Kationenpermeabilitat in Anionenpermeabilität durch Umladung mit Säure haben Mond (9) für Membranen aus gerbsaurer Gelatine, Rein (12) für die menschliche Haut, Amberson und Klein (1) für die Froschhaut, Sumwalt (13) für das Chorion des *Fundulus*-Eies beschrieben. An den roten Blutkörperchen hat Mond (10) eine Umkehr der normalen selektiven Anionenpermeabilität in Kationenpermeabilität durch Verschiebung der Reaktion nach der alkalischen Seite festgestellt.

Das von einer *Nitella*-Zelle in einer Elektrode gebildete Plasmalemma behält seine potentialbestimmende Eigenschaft, wenn die Elektrode in

0,1 n KCl tauchend aufbewahrt wird, durch viele Tage bei; länger dauernde Versuche habe ich nicht angestellt. Unter dem Mikroskop ist das Plasmalemma an der Elektrodenspitze als durchsichtiges Häutchen zu sehen.

Um den Einfluß verschiedener Salze auf die Plasmalemmabildung zu untersuchen, habe ich zwei Elektroden in eine Internodialzelle eingestochen, eine war mit 0,1 n KCl gefüllt, während die andere auch 0,1 n Cl enthielt, um überall den gleichen Potentialsprung zwischen chloriertem Silberdraht und Lösung in der Elektrode zu haben, aber K in höherer Konzentration oder andere Kationen, so daß ein eventuell auftretendes Membranpotential an dieser Elektrode vom anfänglichen Diffusionspotential verschieden war. Diese beiden Ableitungselektroden waren 0,4 bis 1 cm voneinander entfernt und die der Reizkathode nähere bis zu 1 cm von dieser. Unterschwellige Reize, die also keine Erregungsvorgänge auslösen, bewirken Potentialänderungen, die von der Reizstärke abhängig sind und ihren Sitz am Plasmalemma, also zwischen Protoplasma und dem Außenmedium, Wasser, haben (Fig, 3 b). An Zellen, die in Wasser liegen, erfolgen diese Potentialänderungen, die als physikalische Folgen des Reizes aufzufassen sind, an allen Stellen der Zelle in nahezu gleichem Ausmaß und haben gleichen zeitlichen Verlauf. Dies rührt offenbar daher, daß der Widerstand des Plasmalemmas groß gegenüber dem des Protoplasmas und gegenüber dem des umgebenden Wassers ist, so daß jeder Einfluß, der den Potentialsprung im Plasmalemma an einer Stelle reduziert, das zugleich in fast demselben Ausmaß an allen anderen Stellen tut. Da diese physikalischen Folgen des Reizes, wenn sie ein gewisses Ausmaß überschreiten, und je mehr sie es überschreiten nach desto kürzester Latenzzeit, den Erregungsvorgang mit dem Aktionsstrom auslösen, ist es begreiflich, daß an einer in Wasser befindlichen *Nitella*-Zelle immer alle Stellen gleichzeitig erregt werden, daß es also bei ihr keine eigentliche Erregungsleitung gibt. Der Aktionsstrom, der wie der Erregungsvorgang unabhängig von der Intensität des auslösenden Reizes ist, also dem Alles-oder-nichts-Gesetz unterliegt, ist unter normalen Verhältnissen durch das viel größere Ausmaß der Potentialänderung leicht von den Nachwirkungen unterschwelliger Reize zu unterscheiden (Fig. 3). Bei der vorliegenden Untersuchung war es notwendig, nicht nur die mit verschiedenen Elektroden ableitbaren elektrischen Spannungen sondern auch die Aktionströme zu registrieren, weil man eine beginnende Abkapselung einer Elektrode durch Plasmalemmabildung, die an das alte durchstoßene Plasmalemma anschließt, nur an der Verkleinerung des mit dieser Elektrode ableitbaren Aktionsstroms einigermaßen

sicher erkennen kann. Für ein Urteil über den Einfluß der Elektrodenflüssigkeit auf die Plasmalammabildung sind aber gerade diejenigen Fälle wichtig, bei denen keine Abkapselung der Elektrode anzunehmen ist, denn eine solche kommt bei jeder Elektrodenfüllung hie und da vor und scheint besonders bei wenig tiefem Einstich und jungen Internodialzellen häufig.

Elektrodenfüllung 0,1 n KCl + 0,5 n KNO_3 und 0,1 n KCl. 2 Versuche. Durch $1^1/_2$ bzw. 2 Tage waren die Potentiale und die Aktionsströme beider Elektroden gleich. Der erste Versuch wurde abgebrochen, weil die Zelle abstarb, der zweite, mit denselben Elektroden ausgeführte, weil die 0,1 n KCl-Elektrode abgekapselt wurde. Nach dem Herausziehen aus der Zelle und längerem Verweilen in 0,1 n KCl nahm die Nitratelektrode in Wasser gegenüber der großen Bezugselektrode —23 Millivolt an. Hieraus ergibt sich, da dichte Membranen unter solchen Verhältnissen —100 bis —200 Millivolt bedingen, daß der selektiv kationenpermeable Verschluß nur sehr unvollkommen war, was damit übereinstimmt, daß er gegenüber dem Protoplasma mit seiner großen Leitfähigkeit keinen nachweisbaren Potentialsprung erzeugt hatte.

Elektrodenfüllung 0,1 n KCl + 0,5 n $K_2C_2O_4$ (Kaliumoxalat) und 0,1 n KCl. 4 Versuche. Das Oxalat fördert die Plasmalemmabildung so stark, daß in einem Fall die betreffende Elektrode schon während des Einstiches in einem anderen Fall innerhalb einer halben Stunde nach dem Einstich zum völligen Verschwinden der Aktionsströme an der Oxalatelektrode abgekapselt wurde. Ein so rasches, vollständiges Abkapseln habe ich an Kaliumchloridelektroden nie beobachtet. Auch in diesen beiden Zellen verhielten sich die eingestochenen Kaliumchloridelektroden normal. Im dritten Versuch war die Plasmalemmabildung $2^1/_2$ Stunden nach dem Einstich der Oxalatelektrode daran kenntlich, daß das negative Potential dieser Elektrode verglichen mit dem der anderen zunahm, ohne daß der Aktionsstrom zunahm, während bis zu dieser Zeit nicht nur die Aktionsströme, sondern auch die Potentiale beider Elektroden nahezu gleich waren. Zugleich nahm, wie auch in den beiden zuerst besprochenen Versuchen, der Widerstand der Oxalatelektrode stark zu, was an der einsetzenden Influenzempfindlichkeit des Elektrometers kenntlich war. Im vierten Versuch war die Plasmalemmabildung an der Oxalatelektrode schon an der ersten registrierten Kurve, 50 Minuten nach dem Einstich dieser Elektrode, an deren hohem Potential zu erkennen, und dieser Zustand blieb durch mehrere Stunden bis zum Abbruch des Versuches erhalten.

Gegenüber 0,1 n KCl ist bei unvollkommen selektiv kationenpermeabler Membran bei den Kaliumchloridelektroden 0, bei den Oxalatelektroden, wegen ihrer höheren K-Konzentration, —44 Millivolt zu erwarten. Tatsächlich ergaben nach dem Herausziehen aus der Zelle und längerem Stehen in 0,1 n KCl, in den drei Versuchen, in denen diese Bestimmungen ausgeführt wurden, die Kaliumchloridelektroden 0,0 und —9, die Oxalatelektroden —33, —27 und —32 Millivolt. Für Wasser läßt sich wegen des schlecht definierten, geringen Kationengehaltes das Potential an einer selektiv kationenpermeablen Membran nicht berechnen, es müßte aber wieder das Potential der Oxalatelektroden um 44 Millivolt negativer sein als das der anderen. Der Unterschied war viel größer, weil nur die Oxalatelektroden einigermaßen dichte Membranen hatten. Die Potentiale der Kaliumchloridelektroden waren —18, —36 und —109, die der Oxalatelektroden —110, —212 und —164 Millivolt. Schließlich wurden den eingestochen gewesenen Elektroden die Spitzen abgebrochen, um den Plasmalemmaverschluß zu entfernen und die nun auftretenden Diffusionspotentiale gemessen. Die Kaliumchloridelektroden ergaben in 0,1 n KCl 0,0 und —5, in Wasser 0, —2 und —9 Millivolt, also, wie zu erwarten, von 0 sehr wenig verschiedene Potentiale. Die Oxalatelektroden ergaben in 0,1 n KCl —10, —10 und —9, in Wasser —43, —39 und —41 Millivolt. Die Diffusionspotentiale sind wesentlich geringer als die entsprechenden oben angeführten Membranpotentiale, so daß diese nicht etwa durch Diffusionspotentiale vorgetäuscht sein können.

Elektrodenfüllung 0,1 n KCl + 0,5 n K_2CO_3 und 0,1 n KCl. 3 Versuche. Auch Karbonat fördert die Plasmalemmabildung stark, wenn es hierin auch dem Oxalat vielleicht etwas nachsteht. Die Membranbildung war an dem bei gleichem Aktionsstrom höheren Potential der Karbonatelektrode in zwei Versuchen schon $1^1/_4$ und 1 Stunde und im dritten Versuch wahrscheinlich $^1/_2$, sicher 4 Stunden nach dem Einstich kenntlich. In Fig. 1 ist ein Teil eines Versuches wiedergegeben.

Ich gebe jetzt wieder die Potentiale der Elektroden nach dem Herausziehen aus der Zelle und längerem Stehen in 0,1 n KCl an. Es sind hier dieselben Potentiale zu erwarten, wie in den Oxalatversuchen, also in 0,1 n KCl für die Kaliumchloridelektroden 0 und für die Karbonatelektroden —44 Millivolt. Gemessen wurde an den Kaliumchloridelektroden 0,0 und 0 Millivolt, an den Karbonatelektroden —38, —25 und —19 Millivolt. In Wasser ergaben die Kaliumchloridelektroden —25, —38 und —96, die Karbonatelektroden —140, —160 und —161 Millivolt. Nach dem Abbrechen der Elektrodenspitzen waren die Potentiale in 0,1 n

KCl bei den Kaliumchloridelektroden +1, +1 und 0, bei den Karbonatelektroden —13, —7 und —9 Millivolt, in Wasser bei den Kaliumchloridelektroden 0, +2 und —2, bei den Karbonatelektroden —25, —12 und —8 Millivolt. Die Verhältnisse liegen also bei den Karbonatelektroden ganz ähnlich wie bei den Oxalatelektroden und beweisen die starke Plasmalemmabildung an beiden.

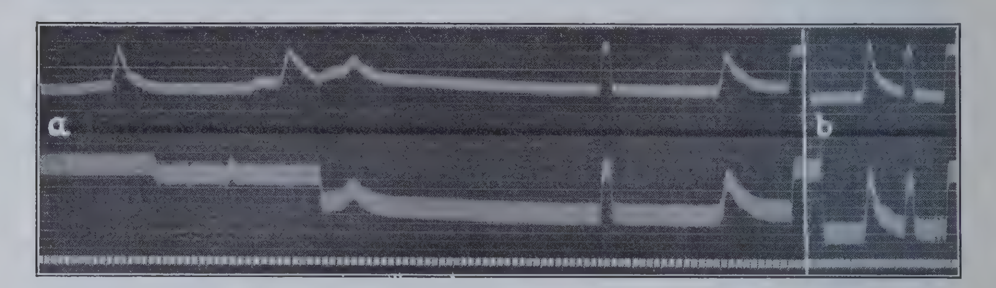


Fig. 1. Internodialzelle von *Nitella mucronata*, 24. XI. 31. Oben registrierte Spannung von der 0,1 n KCl-Elektrode, unten von der 0,1 n KCl + 0,5 n K_2CO_3-Elektrode, darunter Zeitmarken in Sekunden. Zu Beginn und zu Ende jeder Aufnahme ist die Nullstellung der Elektrometer bei abgeschalteten Elektroden ersichtlich. a) 11^h 28. Zunächst wurde nur das oben registrierte Elektrometer mit der schon seit längerer Zeit eingestochenen Kaliumchloridelektrode verbunden. Durch Eintauchen der Karbonatelektrode in das die Zelle umgebende Wasser wurde ein Erregungsvorgang ausgelöst, dessen Aktionsstrom oben registriert ist. Hierauf wurde die Karbonatelektrode zum Elektrometer geschaltet, so daß ihr Diffusionspotential gegen Wasser erscheint. Diese Elektrode wurde nun unmittelbar an die Zelle herangebracht und ihr von außen angedrückt, was den zweiten der oben registrierten Erregungsvorgänge auslöste. Darauf erfolgte der Einstich der Karbonatelektrode, der, weil im relativen Refraktärstadium der vorherigen Erregung, nur einen geringen Erregungsvorgang mit langer Latenzzeit auslöste. Eine Eichkurve von 0,1 Volt dient zugleich, wie auch in allen folgenden Aufnahmen, als Koinzidenzzeichen für beide Kurven. Schließlich ein Aktionsstrom, ausgelöst durch einen Induktionsöffnungsschlag, zugeführt durch der Zelle außen anliegende Platinelektroden. Der Aktionsstrom auf beiden Kurven von gleichem Ausmaß. Das Potential der Elektroden, kenntlich beim Abschalten derselben, am Schluß der Aufnahme, unten, an der Kabonatelektrode, nur wenig größer, und zwar um das Diffusionspotential des Kaliumkarbonates gegen das Protoplasma, etwa gleich dem Diffusionspotential gegen 0,1 n KCl. (Das zu Anfang der Aufnahme ersichtliche Diffusionspotential dieser Elektrode gegen Wasser ist beträchtlich größer.) 16° C. b) 12^h 20. Aktionsstrom, ausgelöst durch einen elektrischen Reiz, auf beiden Kurven von gleichem Ausmaß. Das zu Beginn und zu Ende der Aufnahmen ersichtliche Potential der Elektroden jetzt stärker verschieden als bei a, da durch Membranbildung an der Karbonatelektrode ein zusätzliches Potential zwischen dieser Elektrode und dem Protoplasma entstanden ist, etwa gleich dem Membranpotential gegen 0,1 n KCl. Eichung 0,1 Volt. 16° C.

Es ist naheliegend, anzunehmen, daß für die Plasmalemmabildung die Entstehung eines Niederschlages, in den besprochenen Fällen von CaC_2O_4 oder $CaCO_3$, wesentlich ist, denn es ist von den Traubeschen Zellen bekannt, daß Niederschläge in kolloider Form semipermeable Membranen bilden können [Meigs (6), dort weitere Literatur] und für die Ferrozyankupfermembran geht aus Messungen Beutners [zitiert nach Michaelis (7)] hervor, daß sie selektiv kationenpermeabel ist. Die beiden nächsten Versuchsgruppen zeigen die Förderung der Plasmalemmabildung durch KOH. CaO ist zu leicht löslich, um durch Niederschlagsbildung Plasmalemma zu erzeugen, da, wie wir noch sehen werden, Zitrat mit einem ähnlichen Löslichkeitsprodukt des Ca-Salzes bei *Nitella* nicht zur Plasmalemmabildung führt. Das Kaliumhydroxyd wirkt also jedenfalls dadurch, daß es alkalische Reaktion erzeugt, wobei $CaCO_3$ ausfällt. Dabei können die Bestandteile im Protoplasma schon als Bikarbonat vorhanden gewesen sein oder es kann, was ich für wahrscheinlich halte, das eindiffundierende Kaliumhydroxyd im Protoplasma auch noch CO_2-Bildung als pH-Regulation auslösen.

Elektrodenfüllung 0,1n KCl + 0,5n KNO_3 + 0,02n KOH und 0,1n KCl. 3 Versuche. In einem Versuch wurde die erste Aufnahme 15 Stunden nach dem Einstich der Elektroden gemacht; bei gleichen Aktionsströmen war das negative Potential der KOH enthaltenden Elektrode deutlich größer, Plasmalemma also schon gebildet. In den beiden anderen Versuchen hat die Plasmalemmabildung zu einer Abkapselung der KOH enthaltenden Elektrode geführt, beginnend $^3/_4$ bzw. 28 Stunden nach dem Einstich. Nach dem Herausziehen der Elektroden waren die Potentiale in 0,1n KCl bei den Kaliumchloridelektroden immer 0, bei den Nitrat-Kaliumhydroxydelektroden —18, —20 und —13 Millivolt; diese Potentiale bleiben gegenüber den jetzt zu erwartenden —45 Millivolt stärker zurück, als die der bisher besprochenen Versuchsgruppen. In Wasser waren die Potentiale der Kaliumchloridelektroden 0, —84 und —55, die der Nitrat-Kaliumhydroxydelektroden —86, —102 und —93 Millivolt. Nach alledem begünstigt die Zugabe von 0,02n KOH die Plasmalemmabildung, aber in weit geringerem Maß als 0,5n $K_2C_2O_4$ oder K_2CO_3. Die Diffusionspotentiale waren unmerklich gering.

Elektrodenfüllung 0,1n KCl + 0,1n KOH und 0,1n KCl. Nach dem Einstich der Kaliumhydroxydelektrode sinkt das negative Potential der Zelle auf einen geringen Betrag ab und es treten meist rhythmische Erregungsvorgänge mit stark reduzierten Aktionsströmen auf; die Zelle wird also beträchtlich geschädigt. Auch wenn der Spitzendurchmesser

der Elektrode sehr gering ist, sterben die meisten Zellen einige Zeit nach dem Einstich einer frischen Elektrode ab. Verwendet man dieselbe Elektrode dann für andere, frische Zellen, so erholt sich schon die zweite oder dritte Zelle einige Zeit nach dem Einstich, so daß sich nach Reizen von beiden Elektroden ganz normale Aktionsströme ableiten lassen (Fig. 2). Aus der meist bald auftretenden, in Fig. 2 allerdings kaum kenntlichen, hohen Influenzempfindlichkeit[1]) des mit der Kaliumhydroxydelektrode verbundenen Elektrometers ist zu ersehen, daß sich an dieser Elektrode ein hoher Widerstand, also ein dichter Plasmalemmabelag, ausbildet. Dieser dürfte etwa demjenigen einer Karbonatelektrode gleichkommen und dem einer Oxalatelektrode nur wenig nachstehen. Bei einer derartigen Membran wäre an der Kaliumhydroxydelektrode, wegen ihres höheren K-Gehaltes, ein höheres negatives Potential zu erwarten, als an der Kaliumchloridelektrode. Tatsächlich ist dieses Potential aber kleiner, oft auffallend klein und kann im Verlaufe einiger Stunden stark zu- oder abnehmen (siehe Fig. 2). Da die Aktionsströme voll erhalten sind und da diese an der Grenzfläche zwischen Protoplasma und Außenmedium, also im alten Plasmalemma ablaufen, muß sich die Elektrode innerhalb dieser Grenzfläche befinden. Ein anderes, gegenüber dem Protoplasma positives Potential kann hier nur dem Zellsaft zukommen und gewisse Umstände sprechen tatsächlich dafür, daß die Kaliumhydroxydelektroden wenigstens teilweise in den Zellsaft hineingeraten. Alle Elektroden werden meist tiefer eingestochen als der Protoplasmabelag der Zelle vor dem Einstich reicht. Es bildet sich aber schon vor dem eigentlichen Einstich, durch den Druck der Elektrodenspitze auf die Zellwand, oder beim Einstich selbst offenbar ein mehr oder weniger gelatinierter Plasmapfropf, der die Elektrode umgibt, so daß sie, auch tief eingestochen, immer im Protoplasma bleibt. Mit der Plasmalemmabildung hat diese Plasmaanstauung wahrscheinlich nichts zu tun, und jedenfalls sind die beiden Vorgänge nicht identisch. Wenn es sich nun um eine Kaliumhydroxydelektrode handelt, so dürfte der die Elektrode zunächst umgebende Plasmapfropf durch das aus derselben diffundierende Kaliumhydroxyd verflüssigt und dem strömenden Protoplasma einverleibt werden. Je nachdem wieviel von dem ursprünglichen Koagulationspfropf verflüssigt wird und ob das neue Plasmalemma die Elektrodenspitze mehr oder weniger kappenförmig umgibt und so in das Protoplasma zurückreicht, ist das Potential der Kaliumhydroxydelektrode näher dem des Protoplasmas oder näher dem

[1]) Kenntlich an Fig. 4 meiner in Protoplasma erscheinenden Arbeit: Der Erregungsvorgang bei *Nitella mucronata*.

des Zellsaftes. Eine solche Verflüssigung bei alkalischer Reaktion wurde schon von Gray (2, Kap. 6) für die Zellzwischensubstanz beschrieben. Es dürfte sich in diesen beiden Fällen um Gelbildungen ähnlicher Art handeln, die von der durch alkalische Reaktion begünstigten Plasmalemmabildung wesentlich verschieden sind. Auf der verflüssigenden Wirkung des ausdiffundierenden Kaliumhydroxyds dürfte auch die oft auffallend intensive Plasmaströmung in Zellen mit Kaliumhydroxydelektroden beruhen.

Im ganzen zeigen die Versuche mit 0,1 n KOH + 0,1 n KCl-Elektroden, außer starker Plasmalemmabildung, die auch an den aus der Zelle herausgezogenen Elektroden kenntlich ist, daß der Zellsaft gegenüber dem Protoplasma elektrisch positiv ist und daß die Grenzfläche gegen den

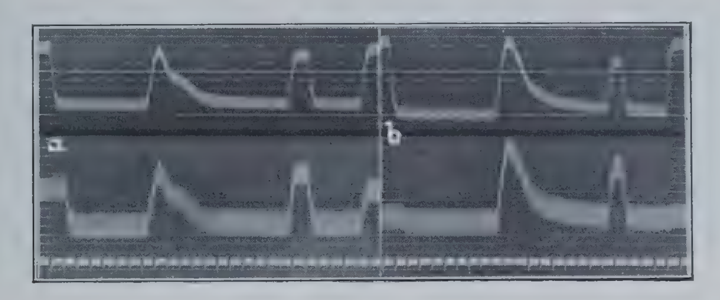


Fig. 2. Internodialzelle von *Nitella mucronata*, 28. VIII. 31. Die schon einmal benützten Elektroden wurden um 2^h 48 eingestochen. Oben registriert Spannung der 0,1 n KCl-Elektrode, unten der 0,1 n KCl + 0,1 n KOH-Elektrode, darunter Zeitmarken in Sekunden. Von den der Zelle von außen anliegenden Platinreizelektroden war die den Ableitungselektroden nähere, als Kathode verwendete, 0,77 cm von der oben registrierten und 1,51 cm von der unten registrierten Elektrode entfernt. a) 3^h 21. Aktionsstrom, durch elektrischen Reiz ausgelöst. Eichung 0,1 Volt. 17,5° C. b) 6^h 16. Ebenso. Bei gleichen Aktionsströmen ist das Potential der KOH enthaltenden Elektrode in beiden Aufnahmen geringer als das der anderen, bei b fast 0; diese Elektrode reicht offenbar wenigstens teilweise in den Zellsaft, der gegen das Protoplasma positiv ist, ohne daß an der Grenzfläche Protoplasma-Zellsaft ein Aktionsstrom abläuft.

Zellsaft keinen Beitrag zum Aktionsstrom liefert, denn dieser ist an der 0,1 n KOH + 0,1 n KCl-Elektrode gegenüber dem an der 0,1 n KCl-Elektrode gar nicht verändert.

Elektrodenfüllung 0,1 n KCl + 0,5 mol K_2HPO_4 und 0,1 n KCl. 2 Versuche. An den Phosphatelektroden war eine starke Plasmalemmabildung, das eine Mal schon bei der ersten Aufnahme, $1^1/_2$ Stunden nach dem Einstich, das andere Mal 5 Stunden nach dem Einstich, an dem hohen negativen Potential und an der durch den hohen Widerstand bedingten Influenzempfindlichkeit kenntlich. Fig. 3 gibt ein Beispiel.

Auch die Potentiale der Elektroden, nach dem Herausziehen derselben aus der Zelle, in 0,1 n KCl und in Wasser deuten auf starke Plasmalemmabildung. Dem sekundären Phosphat kommt allerdings eine alkalische Reaktion zu, welche, wie oben besprochen, durch die Bildung eines $CaCO_3$-Niederschlages die Plasmalemmabildung fördern kann. Es mag vielleicht eine Mitfällung von $CaHPO_4$ eine gewisse Rolle spielen, daß dieses allein aber bei der angewandten K_2HPO_4-Konzentration nicht ausreicht, scheint aus der nächsten Versuchsreihe hervorzugehen.

Elektrodenfüllung 0,1n KCl + 0,5 mol K_2HPO_4 + 0,5 mol KH_2PO_4 und 0,1 n KCl. 4 Versuche. Auf Förderung der Plasma-

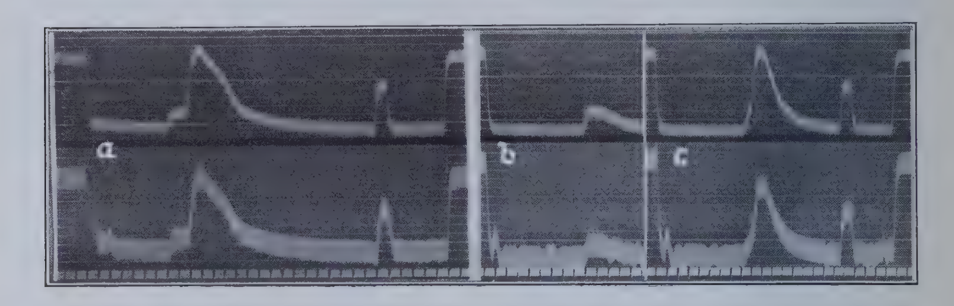


Fig. 3. Internodiallzelle von *Nitella mucronata*, 20. X. 31. Elektroden um 10^h 36 eingestochen. Oben registriert Spannung der 0,1n KCl-Elektrode, unten die der 0,1n KCl + 0,5 mol K_2HPO_4-Elektrode, darunter Zeitmarken in Sekunden. Von den der Zelle von außen anliegenden Reizelektroden war die den Ableitungselektroden nähere, als Kathode verwendete, 0,56 cm von der oben registrierten und 0,86 cm von der unten registrierten Elektrode entfernt. a) 12^h 27. Aktionsstrom, elektrisch ausgelöst mit Reizstärke 2, Eichung 0,1 Volt. 18,5° C. Aktionsströme auf beiden Kurven gleich, Potential an der Phosphatelektrode nur um das geringe Diffusionspotential des Phosphates gegen das Protoplasma größer. (Bei dem Vergleich ist die, an den Eichkurven kenntliche, etwas verschiedene Empfindlichkeit der beiden Elektrometer zu berücksichtigen.) b) 22. X. 9^h 15. Reizstärke 2 unwirksam; man erkennt die direkte, potentialherabsetzende Wirkung des elektrischen Reizes, welche auch in a und c während der Latenzzeit, vor dem Aktionsstrom zu erkennen ist. c) 9^h 20. Aktionsstrom, elektrisch ausgelöst durch Reizstärke 2,6, Eichung 0,1 Volt, 18,5° C. Der Aktionsstrom wieder auf beiden Kurven gleich, das Potential aber jetzt an der Phosphatelektrode viel größer, was die Membranbildung an dieser Elektrode anzeigt.

lemmabildung durch das Phosphatgemisch lassen weder die Potentiale der eingestochenen, noch die der aus der Zelle herausgezogenen und in verschiedenen Lösungen geprüften Elektroden schließen. Wie es auch sonst meist der Fall war, mußten die Versuche wegen der Abkapselung

einer Elektrode durch Plasmalemma abgebrochen werden, doch trat diese jetzt an der Phosphatelektrode im Durchschnitt nicht früher ein als an der anderen. Die Beurteilung der Elektrodenpotentiale wurde etwas durch das relativ große Diffusionspotential der Phosphatelektroden erschwert.

Elektrodenfüllung 0,1 n KCl + 0,5 n KF und 0,1 n KCl. 4 Versuche. Es ergaben sich keine sicheren Anzeichen einer Plasmalemmabildung durch das Fluorid. Allerdings war die Elektrode, die schließlich durch Plasmalemma abgekapselt wurde, immer die Fluoridelektrode, und in drei von den vier Fällen erfolgte diese Abkapselung bald. Eine gewisse Förderung der Plasmalemmabildung durch 0,5 n KF erscheint daher wahrscheinlich.

Elektrodenfüllung 0,1 n KCl + 0,5 n $K_3C_6H_5O_7$ (Kaliumzitrat) und 0,1 n KCl. In den drei Versuchen deutet nichts auf eine Förderung der Plasmalemmabildung durch das Zitrat. Auch die schließliche Abkapselung durch Plasmalemma trat an der Zitratelektrode nicht öfter auf als an der anderen und sie erfolgte spät.

Die folgende Zusammenstellung soll für die untersuchten Anionen den Zusammenhang zwischen der Förderung der Plasmalemmabildung und der Bildung eines Kalziumniederschlags zeigen.

Anion	Konzentration in Ca-Äquivalenten	Fördert die Plasmalemmabildung	Zur Niederschlagsbildung erforderliche Konzentration in Molen
Oxalat	$^1/_4$	sehr stark	$1,5 \cdot 10^{-4}$
Karbonat	$^1/_4$	stark	$5 \cdot 10^{-4}$
Fluorid.	$^1/_4$	schwach (nicht ganz sicher)	$2—8 \cdot 10^{-4}$
Sekundäres Phosphat	$^1/_2$	kaum oder nicht	$2 \cdot 10^{-3}$
Zitrat	$^1/_4$	nicht	etwa 10^{-1}

Es ist möglich, daß der Kalziumgehalt des Protoplasmas ein solcher ist, daß bei der angewandten Fluoridkonzentration ein CaF_2-Niederschlag nur in geringer Menge entsteht. Da aber, wie Meigs (6) hervorhebt, eine semipermeable Membran nur durch einen kolloiden Niederschlag gebildet wird, muß es noch von Einfluß sein, ob die gebildeten Substanzen in Gegenwart der Plasmakolloide mehr oder weniger dazu neigen kolloid auszufallen.

Elektrodenfüllung 0,1 n $CaCl_2$ und 0,1 n KCl. 5 Versuche. Da an der selektiv kationenpermeablen Membean 0,1 n Ca weniger wirksam ist als 0,1 n K, und somit bei der Plasmalemmabildung an der Kalziumelektrode ein Potential entsteht, das dem am alten, die Zellgrenzfläche bildenden Plasmalemma entgegengerichtet ist, äußert sich die Plasmalemmabildung an dieser Elektrode in einer Herabsetzung ihres negativen Potentials bei gleichbleibenden Aktionsströmen. So war in einem Versuch nach $3^1/_2$ Tagen eine starke Plasmalemmabildung zu erkennen, in einem anderen nach $1^3/_4$ Tagen eine schwache und nach 3 Tagen eine starke. Einzelne Aufnahmen aus diesem Versuch sind in Fig. 4 wiedergegeben.

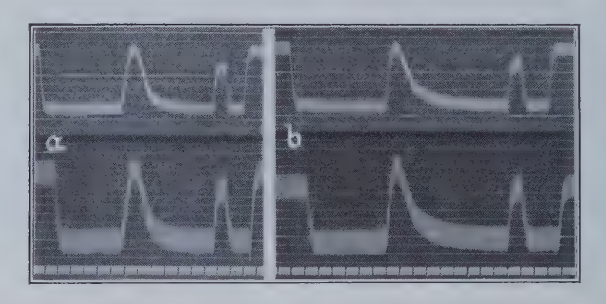


Fig. 4. Internodialzelle von *Nitella mucronata*, 15. VIII. 31. Oben registriert Spannung der 0,1 n KCl-Elektrode, 4^h 05 eingestochen, unten die der 0,1 n $CaCl_2$-Elektrode, 4^h 01 eingestochen. Von den der Zelle von außen anliegenden Reizelektroden war die den Ableitungselektroden nähere, als Kathode verwendete, 0,44 cm von der oben registrierten und 0,93 cm von der unten registrierten Elektrode entfernt. Zeitmarken in Sekunden. a) 5^h 38. Der durch einen elektrischen Reiz ausgelöste Aktionsstrom an beiden Elektroden gleich, ebenso das Potential der Elektroden. Eichung 0,1 Volt. 22° C. b) 18. VIII. 6^h 53. Aktionstrom wie bei a, aber das Potential der $CaCl_2$-Elektrode durch Membranbildung geringer. Eichung 0,1 Volt. 20° C.

Die Abkapselung einer Elektrode gegen die Zelle erfolgte in vier von den fünf Versuchen an der Kalziumelektrode früher als an der Kaliumelektrode. Die Plasmalemmabildung der *Nitella*-Zelle wird also durch 0,1 n $CaCl_2$ gefördert, allerdings nur in geringem Maß.

Ich habe auch versucht, die Plasmalemmabildung durch Substanzen, die mit K einen Niederschlag geben, zu fördern. Ich habe hierzu neben der 0,1 n KCl-Elektrode in drei Versuchen noch eine Elektrode verwendet, die 0,1 n NaCl enthielt und an Na_2SiF_6 gesättigt war, in drei Versuchen eine, die neben 0,1 n NaCl verdünntes Natriumkobaltnitritreagens, 0,5 n

$Na_3[Co(NO_2)_6]$, enthielt. Nie waren Anzeichen einer Plasmalemmabildung zu bemerken. Abgesehen davon, daß durch eventuelle kristalline Niederschläge keine Plasmalemmabildung zu erwarten ist, ergab Na_2SiF_6 auch im Reagenzglas mit KCl keinen deutlichen Niederschlag; wahrscheinlich ist die Löslichkeit des K-Salzes nicht viel geringer als die des Na-Salzes. Das Kobalt-Nitritreagens schädigt die Zellen stark. Zudem mag es, wenn das Plasmalemma eine durch Eiweißstoffe oder Lipoide verkittete Membran darstellt, diese angreifen, denn es hat sogar den Paraffinverschluß am weiten Ende der Elektrode angegriffen.

Nur nebenbei will ich bemerken, daß *Spirogyra*- und *Helodea*-Zellen viel stärker zur Abkapselung eingestochener Elektroden neigen, als *Nitella*-Zellen. Dies geht soweit, daß mir einwandfreie Potentialmessungen an den erstgenannten Pflanzen aus diesem Grund noch nicht möglich waren. Der Unterschied mag zum Teil darauf beruhen, daß man in kleine Zellen nicht so tief einstechen kann, wie in *Nitella*-Internodialzellen, es mag aber *Nitelta* auch, vielleicht wegen eines geringen Kalziumgehaltes, überhaupt schwerer Plasmalemma bilden.

Wie weit die Plasmalemmabildung mit sonst schon beschriebenen Membranbildungen übereinstimmt oder von ihnen verschieden ist, läßt sich noch nicht mit Sicherheit sagen. Es erweckt aber den Anschein, als ob die von Heilbrunn (3) beschriebene „surface precipitation reaction", wegen der ganz anderen Rolle, die das Kalzium bei derselben spielt, etwas wesentlich verschiedenes wäre. Wenn dem so ist, so kann man aus der bloßen Tatsache, daß Kalzium eine Membranbildung fördert, wofür viele Beispiele bei Heilbrunn (3) zusammengestellt und neue bei Jost (4) und bei Weber (15) zu finden sind, nicht ersehen, ob es sich um Heilbrunns Reaktion oder um die hier beschriebene Plasmalemmabildung handelt. Auch die von Gray (2, Kap. 6) als Gelbildung beschriebene Membranbildung und Bildung von Zellzwischensubstanz, welche auch durch Ca und Mg gefördert werden, dürften von der Plasmalemmabildung, schon wegen des erwähnten, verschiedenen Alkalieinflusses, verschieden sein. Gray meint aber selbst (2, S. 118), dem die Zellwand bildenden Gel müsse noch etwas eingelagert sein, was die Semipermeabilität bedingt und dies eben dürfte der für das Plasmalemma charakteristische kolloide Niederschlag sein. Ob es hier scharfe Grenzen gibt, etwa Zellzwischensubstanz ohne eingelagerten Niederschlag und ohne Semipermeabilität oder Plasmalemma ohne Eiweißgel, so daß ein Niederschlag höchstens durch Lipoide gebunden wäre, können erst weitere Untersuchungen zeigen.

Zusammenfassung

Für die Plasmalemmabildung erscheint die Entstehung eines Niederschlags wesentlich, so daß das Plasmalemma, wenigstens in mancher Hinsicht, der Niederschlagsmembran einer Traubeschen Zelle zu vergleichen ist.

Literaturnachweise

1. Amberson, W. R. and H. Klein, The influence of pH upon concentration potentials across the skin of the frog. J. of Gen. Physiol. **11**, 823—841, 1928.
2. Gray, J., A Text-Book of Experimental Cytology. Cambridge 1931.
3. Heilbrunn, L. V., The colloid chemistry of protoplasm. Protoplasma-Monographien 1, Berlin 1928, Kap. 13.
4. Jost, L., Einige physikalische Eigenschaften des Protoplasmas von *Valonia* und *Chara*. Protoplasma **7**, 1—22, 1929.
5. Matsuo, T., Neue Versuche zur Theorie der bioelektrischen Ströme. Pflüg. Arch. **200**, 132—149, 1923.
6. Meigs, E. B., The osmotic properties of calcium and magnesium phosphates in relation to those of living cells. Amer. J. of Physiol. **38**, 456—489, 1915.
7. Michaelis, L., Die Wasserstoffionenkonzentration I, Berlin 1922, S. 183 ff.
8. —, Contribution to the theory of permeability of membranes for elektrolytes. J. of Gen. Physiol. **8**, 33—59, 1928.
9. Mond, R., Untersuchungen zur Theorie der Entstehung bioelektrischer Ströme. Pflüg. Arch, **203**, 247—261, 1924.
10. —, Umkehr der Anionenpermeabilität der roten Blutkörperchen in eine elektive Durchlässigkeit für Kationen. Ein Beitrag zur Analyse der Zellmembran. Pflüg. Arch. **217**, 618—630, 1927.
11. — und F. Hoffmann, Untersuchungen an künstlichen Membranen, die elektiv anionenpermeabel sind. Pflüg. Arch. **220**, 194—202, 1928.
12. Rein, H., Die Gleichstromleitereigenschaften und elektromotorischen Kräfte der menschlichen Haut und ihre Auswertung zur Untersuchung der Funktionszustände des Organs. I. Die elektromotorischen Kräfte der Haut und deren Ionendurchlässigkeit. Zeitschr. f. Biol. **85**, 195—216, 1927.
13. Sumwalt, M., Potential differences across the corion of the *Fundulus* egg. Biol. Bull. **56**, 193—214, 1929.
14. Umrath, K., Potentialmessungen an *Nitella mucronata* mit besonderer Berücksichtigung der Erregungserscheinungen. Protoplasma **9**, 576—597, 1930.
15. Weber, F., Plasmolyse und „surface precipitation reaction". Protoplasma **16**, 522—530, 1932.

„PROTOPLASMA"
Internationale Zeitschrift für physikalische Chemie des Protoplasten

Band XV Heft 4

Mit 21 Textabbildungen. — Subskriptionspreis 14 RM.

Abhandlungen Inhalt:

Band XVI Heft 1

Mit 38 Textabbildungen. — Subskriptionspreis 14.80 RM.

Abhandlungen Inhalt:

Arbeiten aus dem Zoologischen Institut zu Graz Band XIV, Nr. 6.

Überreicht von dem Verfasser

Sonderabdruck aus

„PROTOPLASMA"

1932 Bd. XVII Heft 2

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Leipzig

KARL UMRATH:

DER ERREGUNGSVORGANG BEI NITELLA MUCRONATA

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Leipzig

PROTOPLASMA

INTERNATIONALE ZEITSCHRIFT FÜR PHYSIKALISCHE CHEMIE DES PROTOPLASTEN
INTERNATIONAL JOURNAL OF THE PHYSICAL CHEMISTRY OF PROTOPLASM
ARCHIVES INTERNATIONALES DE CHIMIE PHYSIQUE DU PROTOPLASMA
ARCHIVIO INTERNAZIONALE DI CHIMICA FISICA DEL PROTOPLASMA

UNTER BESONDERER MITWIRKUNG VON
ROBERT CHAMBERS (NEW YORK) UND **WILLIAM SEIFRIZ** (PHILADELPHIA)

HERAUSGEGEBEN VON
JOSEF SPEK (HEIDELBERG) UND **FRIEDL WEBER** (GRAZ)

Alle biologischen Disziplinen mit kausaler Fragestellung sind an der physikalischen Chemie des Protoplasmas interessiert. Um das harmonische Zusammenarbeiten der verschiedenen Wissenszweige, um den Überblick und die Synthese auf dem Gebiete der Protoplasmaforschung zu ermöglichen, bedarf es eines eigenen die Ergebnisse zentralisierenden Organes.

PROTOPLASMA, die Internationale Zeitschrift für Physikalische Chemie des Protoplasten ist schon in den ersten Jahren des Erscheinens zu diesem von Vielen längst ersehnten räumlich-geistigen Bande aller Protoplasma-Forscher geworden.

Die zunächst liegende Aufgabe der Internationalen Protoplasma-Zeitschrift muß es sein, die Schwierigkeiten des geistigen Kontaktes abzubauen, unter denen jeder einzelne Forscher und die gesamte Wissenschaft auf diesem Gebiete infolge der Heterogenität der beteiligten Disziplinen leiden. Die Physiologie der Pflanzen und Tiere, die allgemeine Cytologie, die verschiedenen medizinischen Wissenszweige (wie Physiologie, Pharmakologie, Pathologie, Histologie), die alle in der physikochemischen Erforschung des Protoplasmas die Lösung so mancher Rätsel erhoffen, haben den dringend gewordenen Austausch an Gedanken, Methoden, Erfahrungen bisher nur allzu spärlich und zögernd in die Wege geleitet.

Mit der Beseitigung der trennenden Schranken wird sich von selbst die Erreichung des wichtigsten Zieles der Internationalen Protoplasma-Zeitschrift ergeben: Durch die gegenseitige Anregung der einzelnen Disziplinen neue Blickpunkte zu gewinnen, neue Arbeitsmöglichkeiten zu schaffen.

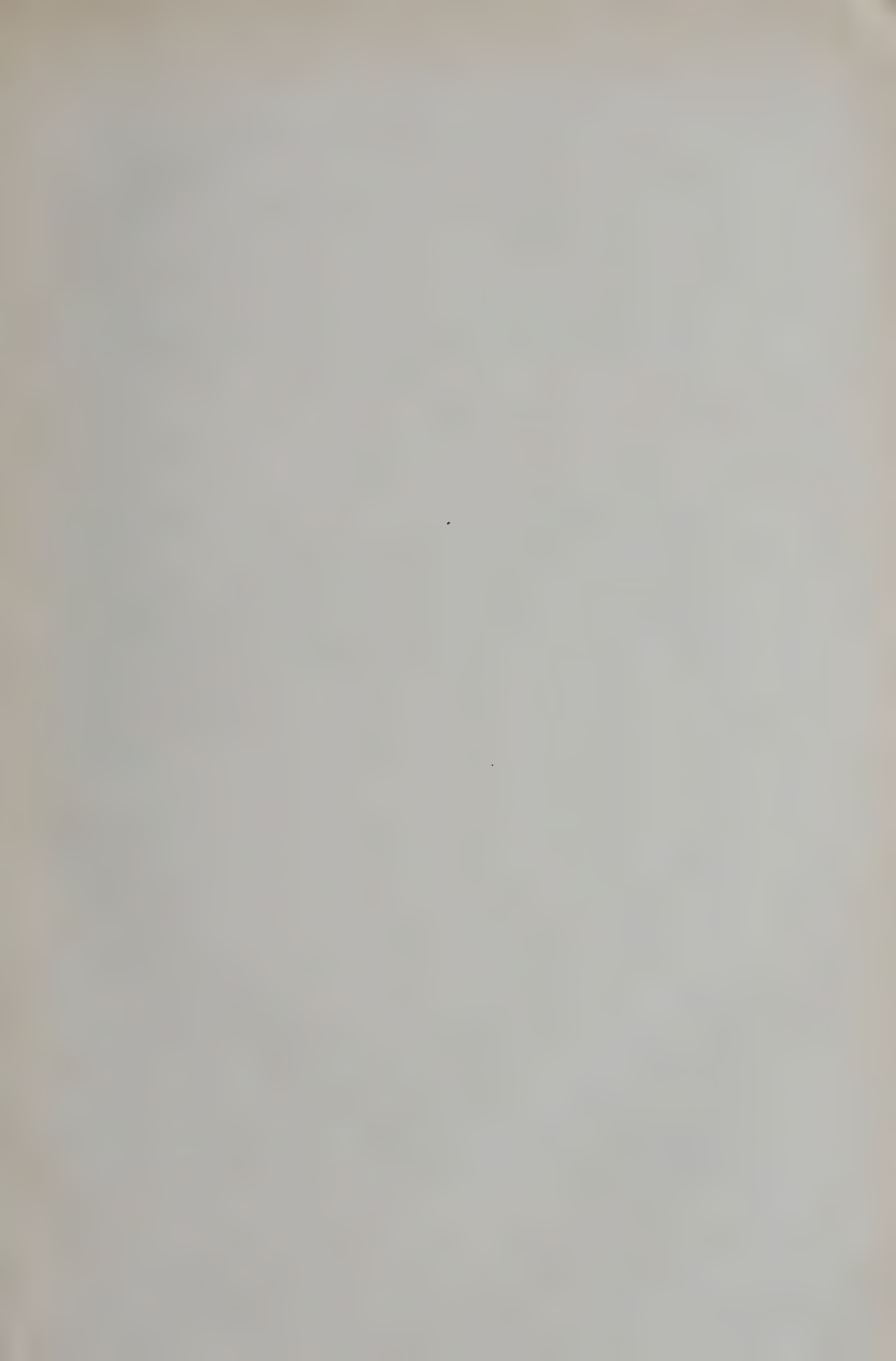
Die Protoplasmaforschung muß geformt, geprägt, organisiert werden. Das kann heute nicht mehr ein Einzelner, sondern nur eine Arbeitsgemeinschaft, an der alle kausal-biologischen Disziplinen sowie die physikalische Chemie beteiligt sind.

Das Arbeitsgebiet der neuen Zeitschrift bedarf der Abgrenzung mit möglichster Schärfe. Die eigensten Gebiete der Protoplasmaforschung, die zu pflegen die neue Zeitschrift sich in erster Linie zur Aufgabe macht, seien besonders namhaft gemacht:

Kolloidchemie des Protoplasten. Physiko-chemische Eigenschaften des Protoplasten (wie Oberflächenspannung. Viskosität. Quellung. Elastizität. Adhäsion. Adsorption. pH. rH. Et cetera). Mikrochemie des Protoplasten im kausal-analytischen Sinne. Elektrometrie des Protoplasten. Vitale Protoplasmastruktur. Osmotische Zustandsgrößen des Protoplasten. Permeabilität. Plasmolyse. Narkose. Cytolyse. Hämolyse. Vitalfärbung. Physiko-chemische Grundlagen der Protoplasmabewegung. Microdissection. Ultra- und Polarisationsmikroskopie in Anwendung auf die Protoplasmaforschung. Mechanismus der Zell- und Kernteilung. Protoplasma-Aktivierung. Physiko-chemische Grundlagen der pharmakologischen und Gift-Wirkungen, der Resistenz und Empfindlichkeit sowie der Strahlenwirkung auf den Protoplasten. Pathologie des Protoplasten (Physikalische Chemie des Tumorprotoplasten). Modellversuche an leblosen Kolloiden, insofern sie zur Klärung der Protoplasteneigenschaften beitragen.

Die Zeitschrift erscheint in zwanglosen Heften, von denen 4—5 einen Band von 40 Druckbogen bilden. Die Abhandlungen, Kleineren Mitteilungen, Sammelreferate und kritischen Referate können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache verfaßt sein.

Subskribenten werden die einzelnen Hefte zu einem Vorzugspreis geliefert, der nach Erscheinen des Schlußheftes eines Bandes erlischt. Der Preis des ganzen Bandes erfährt somit für Nicht-Subskribenten eine Erhöhung.



DER ERREGUNGSVORGANG BEI NIT

Von **Karl Umrat**

(Aus dem Zoologischen Institut der U

Mit 12 Textfiguren

Eingegangen am 12. April

Im folgenden will ich über meine im
Untersuchungen über den Erregungsvorgang
durch meine seinerzeitige Arbeit über den
und bezüglich der Erregungsleitung berichtig
damals als Leitungszeit aufgefaßt habe, jetzt n
hat nachweisen lassen. Bezüglich der Methodi
(27) und auf die über Plasmalemmabildung (2
mir angewandte, in mancher Beziehung v
beschrieben ist, verweisen. Ich habe also im al
die mit 0,1 n KCl gefüllt waren und 4—30 μ ä
hatten, in eine Internodialzelle von *Nitella* einge
Spannungen mit ein oder zwei Lindemannele
Reize wurden meist Öffnungsinduktionsschläge
durch von außen anliegende Platinelektrode
Induktorien waren nach Strommengen geeicht,
durch Veränderung des Widerstandes im P
durch größeren Rollenabstand hergestellt.
Platinelektrode eingestochen und als Reizelekt
eines schwachen polarisierenden Stromes oder z
Oxydationspotentials verwendet. Eine solche
gestellt, indem ich einen Platindraht von 30 μ
Glaskanüle so eingeschmolzen habe, daß eine
ragte. Diese Spitze läßt sich, wenn abgebroc
erneuern, indem man das noch hervorragend
schneidet und das Glas an einer Mikroflamm
alle Elektroden von oben in die Zellen eingestoc

die beim Einschmelzen des Platindrahtes entsteht, die Beobachtung der Platinspitze beim Einstich verhindert. Bei einiger Übung ist es aber doch leicht, eine solche Elektrode in eine große Internodialzelle einzustechen und den Druck beim Einstich so zu bemessen, daß die ganze Platinspitze in die Zelle rutscht und die gegen das Platin spitz zulaufende Glasperle einen guten Abschluß mit der Zellwand bildet. Auf einzelne weitere methodische Fragen, insbesondere auf die Viskositätsmessung, werde ich noch im folgenden eingehen.

Erregungsleitung

Wie ich schon seinerzeit ausgeführt habe (27), nimmt eine in das Protoplasma einer *Nitella*-Zelle eingestochene 0,1 n KCl-Elektrode gegenüber einer ebensolchen in Wasser etwa —0,1 bis 0,15 Volt an, worauf auch eine eventuelle Membranbildung an der Elektrode, wenn es dabei nur nicht zu einer Abkapselung derselben kommt, keinen merklichen Einfluß hat (28). Dieses Potential hat seinen Sitz im Plasmalemma, das heißt an der selektiv kationenpermeablen Grenzschicht zwischen Protoplasma und Außenmedium, in diesem Fall Wasser. Wird durch irgendeinen Reiz ein Erregungsvorgang ausgelöst, der auch an dem noch genauer zu beschreibenden Strömungsstillstand kenntlich ist, so geht dieses Plasmalemmapotential vorübergehend, eventuell bis auf Null, zurück, was man bei der hier angewandten Art der Ableitung als Positivitätswelle oder allgemeiner als Aktionsstrom bezeichnen kann. Registriert man die Aktionsströme von zwei 1—2 cm weit voneinander, in eine in Wasser liegende *Nitella*-Internodialzelle, eingestochenen Elektroden, so findet man dieselben vollkommen oder nahezu gleich und gleichzeitig. Dasselbe gilt von der direkten potentialherabsetzenden Wirkung eines Reizes, die ein Ausdruck dessen ist, was ich als Latenzvorgang bezeichnen will, und welche besonders dann leicht zu beobachten ist, wenn der Reiz zu schwach ist um einen Erregungsvorgang auszulösen. Ich habe auch dies schon kurz erwähnt und durch einige Kurven illustriert (28, Fig. 3); auch die Fig. 1, 3, 4 und 5 dieser Arbeit zeigen die besprochenen Erscheinungen. Die Erklärung ist jedenfalls darin zu suchen, daß der Widerstand des Plasmalemmas groß gegenüber dem des Protoplasmas und gegenüber dem der Umgebungsflüssigkeit ist. Daher kann, wenn das Plasmalemmapotential durch einen Reiz oder auch durch den Aktionsstrom herabgesetzt wird, dieser Einfluß nicht auf eine Stelle lokalisiert sein, sondern er muß sich mit fast unverminderter Intensität über die ganze

Zelle erstrecken. Im Verhältnis zu anderen Versuchen große Unterschiede zwischen den Potentialänderungen an zwei weit auseinanderliegenden Stellen habe ich erhalten, als ich den Reizstrom durch eine eingestochene Platinelektrode zuführte und eine Ableitungselektrode in nächster Nähe der Reizelektrode, die zweite 2 cm weiter eingestochen hatte. In Fig. 2 sind Teile aus den in diesem Versuch registrierten Kurven wiedergegeben.

Ganz anders liegen die Verhältnisse, wenn sich eine *Nitella*-Zelle nicht in Wasser, sondern in Luft befindet. Die Zelle ist so nur mehr mit einer dünnen Wasserschicht bedeckt. Da der Widerstand innerhalb der Wasserschicht offenbar viel größer ist als der zwischen ihr und dem Protoplasma und da dieses, wegen seines relativ geringen Widerstandes,

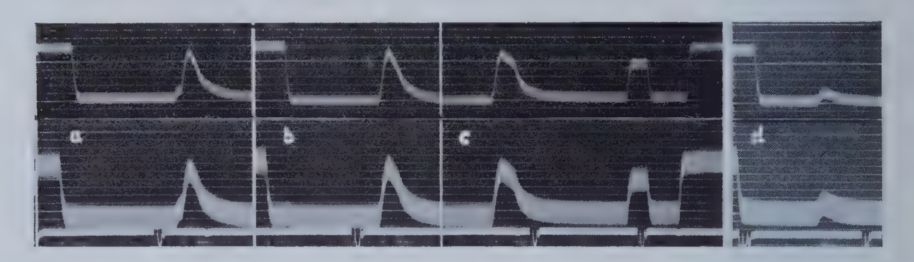


Fig. 1. 13. VI. 31. In eine Internodialzelle wurden um 17^h10 zwei 0,1 n KCl-Elektroden eingestochen; die, deren Spannung unten registriert ist, über der Reizkathode, die, deren Spannung oben registriert ist, 1,01 cm von jener und von der direkt gereizten Strecke. Die als Reize dienenden Öffnungsinduktionsschläge wurden durch Platinelektroden, welchen die Zelle auflag, zugeführt. Zu Beginn von a, b und d und zu Ende von c sind die Nullstellungen der Elektrometer verzeichnet. a 17^h44 Reizstärke 1, Latenzvorgang und Aktionsstrom. b 17^h49 Reizstärke 1,5, Aktionsstrom. c Reizstärke 2,4, Aktionsstrom, dann Eichung + 0,1 Volt, zugleich Koinzidenzmarke für beide Kurven. d 18^h11 Reizstärke 0,8 Latenzvorgang, keine Erregung. Zeitmarken 10 Sekunden. 23° C.

überall nahezu dasselbe Potential hat, ist das Potential der dünnen Wasserhülle an jeder Stelle gleich dem des Protoplasmas verändert um den Potentialsprung im Plasmalemma an dieser Stelle. Der Aktionsstrom äußert sich daher durch eine Potentialänderung der Wasserhülle an der Stelle an welcher er gerade abläuft und kann durch außen angelegte Elektroden registriert werden. Taucht die Zelle noch mit einem Ende in Wasser, so verändert sich das Potential zwischen dem Protoplasma und diesem Wasser, wenn der Aktionsstrom die eingetauchte Stelle erreicht. Taucht aber erst die benachbarte Internodialzelle in Wasser, so ist eine Potentialänderung auch zwischen dem Protoplasma der ersten Zelle

und dem Wasser nicht zu erwarten, denn der Aktionsstrom dürfte die Flächen mit denen zwei Zellen zusammenstoßen ebensowenig erreichen wie ein mit 0,1 n KCl in Berührung stehendes Gebiet der Zelloberfläche.

Die *Nitella*-Zellen vertragen einen Luftaufenthalt nur schlecht; nach einiger Zeit können spontane Aktionsströme auftreten, nach längerer Zeit geht die Erregbarkeit verloren. Spontane, rhythmische Potentialschwankungen in feuchter Luft hat schon Auger beobachtet (1). Da sie durch elektrische Reize unterdrückt werden, hielt er sie nicht für Aktionsströme. Soweit es sich nach der kurzen Mitteilung beurteilen läßt, scheint mir dieses Argument nicht beweisend, da elektrische Reize Erregungsvorgänge auslösen können, deren Refraktärstadien dann spon-

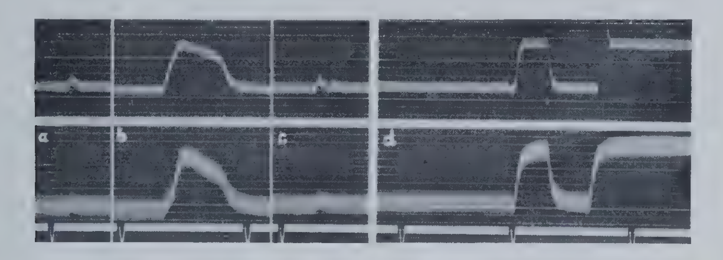


Fig. 2. 4. V. 31. In eine Internodialzelle wurden um 8^h20 eine Platinelektrode als Reizanode und zwei 0,1 n KCl-Elektroden eingestochen, die eine, deren Spannung oben registriert ist, in nächster Nähe der Reizelektrode, die andere, deren Spannung unten registriert ist, 2,01 cm davon entfernt. a 18^h02 Reiz konstante Spannung von +1,05 Volt an der eingestochenen Platinelektrode, keine Erregung. b 18^h10 Reiz 1,18 Volt, Erregung, unten vor dem Aktionsstrom der Latenzvorgang deutlich kenntlich, oben größer und daher vom Aktionsstrom weniger abgesetzt. c 18^h16 Reiz 1,12 Volt, keine Erregung, d Eichung + 0,1 Volt, zugleich Koinzidenzmarken für beide Kurven; Nullstellung der Elektrometer. Zeitmarken 10 Sekunden. 17,5° C.

tane Erregungsvorgänge unterdrücken. Ich habe, um die Schädigung durch den Luftaufenthalt möglichst zu verringern, die Internodialzellen nur für die kurze Zeit der Versuche mit dem einen Ende auf die in Luft befindlichen Reizelektroden gelegt, so daß sich noch eine genügende Strecke in Luft befand um die beiden Ableitungselektroden für die zwei Elektrometer im Abstand von einigen mm voneinander aufzusetzen. Das andere Zellende oder die benachbarte Internodialzelle tauchte in das Wasser, in dem sich die große, geerdete Elektrode beider Elektrometer befand. Als Elektroden dienten chlorierte Silberdrähte, die mit einer Agarschicht überzogen waren.

Bei diesen Versuchen mit in Luft befindlichen Internodialzellen zeigte sich nach wirksamen Reizen immer Erregungsleitung mit leicht meßbarer Geschwindigkeit, indem der Aktionsstrom, jetzt, bei der Ableitung von außen als Negativitätswelle, zuerst die reiznähere, dann die reizfernere Elektrode erreichte. Mitunter war noch eine zweite, positive Phase deutlich, die an beiden Elektrometern gleichzeitig registriert wurde und anzeigte, daß der Erregungsvorgang das in Wasser tauchende Zellende erreichte. Um die Abhängigkeit der Leitungsgeschwindigkeit vom äußeren Widerstand, d. h. von der der Zelle außen anhaftenden Wasserschicht zu untersuchen, wurde der Zelle in einzelnen Versuchen zwischen den beiden Ableitungselektroden ein Streifen feuchten Filterpapieres so aufgelegt, daß er keine der beiden berührte. In der Breite übertraf das Filterpapier die Zelle meist ein wenig. In der folgenden Zusammenstellung der Leitungsgeschwindigkeiten sind diejenigen aus Versuchen mit aufgelegtem Filterpapier durch Kursivdruck gekennzeichnet. Wenn noch die Leitungsgeschwindigkeit zwischen der zweiten Ableitungselektrode und dem in Wasser tauchenden Teil der Zelle bestimmt werden konnte, ist diese in einer zweiten Zeile, unter dem anderen Wert angegeben.

Ein flüchtiger Blick auf diese Zusammenstellung mag den Eindruck erwecken, daß, wenigstens in vielen Fällen, die Leitungsgeschwindigkeit durch das Auflegen von feuchtem Filterpapier erhöht wird. Zunächst muß es aber auffallen, daß in eineiigen Fällen, in denen ∞ verzeichnet ist, die Aktionsströme an beiden Ableitungsstellen gleichzeitig und, wie ich hinzufügen kann, in gleicher Form auftreten. In dem Versuch vom 29. VII. sind gerade in diesen beiden Fällen die Leitungsgeschwindigkeiten in der anschließenden Strecke besonders gering. Ich glaube dies muß dahin gedeutet werden, daß die durch das feuchte Filterpapier zwischen den Ableitungselektroden gebildete Wasserbrücke diese beiden auf dasselbe elektrische Potential brachte, so daß der Beginn des Aktionsstroms auch von der zweiten Ableitungselektrode registriert wurde, sobald der Erregungsvorgang die erste erreichte und lange ehe er bei der zweiten ankam. Ich glaube also, daß die Leitungsgeschwindigkeiten ∞ hier nur vorgetäuscht sind, und daß diese Fälle somit auszuschalten sind. Von den restlichen durch Kursivdruck hervorgehobenen Leitungsgeschwindigkeiten sind über die Hälfte mehr oder weniger deutlich größer als die vorher oder nachher ohne feuchtes Filterpapier bestimmten. Dies könnte daher rühren, daß der im Fall des aufliegenden Filterpapiers geringere äußere Widerstand den Aktionsstrom als Reiz für die noch unerregte Nachbarstelle wirksamer macht. Da der Aufenthalt in Luft die *Nitella-*

Zelle beträchtlich schädigt, ist es aber auch möglich, daß das feuchte Filterpapier nur diese schädigende Wirkung vermindert. Für diese zweite Möglichkeit spricht insbesondere der Versuch vom 29. VII. In denjenigen Fällen, in denen durch das zwischen den Ableitungselektroden aufliegende feuchte Filterpapier die Leitungsgeschwindigkeit erhöht wurde, geschah dies nicht nur in dieser Strecke, sondern auch zwischen der zweiten Ableitungselektrode und der Stelle an welcher die Zelle ins Wasser tauchte. Hier wurde der außen anliegende Widerstand nicht verringert, eine geringere Schädigung der Nachbarstelle mag aber günstig gewirkt haben, da sich solche Schädigungen wohl über die Zelle weiter ausbreiten.

Datum	Leitungsweg cm	Temp. °C	Leitungsgeschwindigkeit $cm\,sek^{-1}$
16. VI. 1931	0,7		0,32; 1,23; 0,60; *0,92*
23. VII. 1931	0,9		0,17
23. VII.a 1931	0,6		0,24
24. VII. 1931	0,5	22,5	0,14; 0,50; *0,38*
24. VII.a 1931	0,5	22,5	0,47
26. VII. 1931	0,6	23,5	0,24; *0,67*; 1,00
26. VII.a 1931	0,6	22,5	0,30; ∞ ; ∞
29. VII. 1931	0,6	22,5	0,35; ∞ ; 0,55; ∞ ; *0,60*; 0,30; *0,46*
	1,2		0,47; 0,24; 0,67; 0,38; 0,86; 0,53; 0,59
30. VII. 1931	0,9	22,5	0,59; *2,37*; 0,26; *0,98*
	1,2		0,55; 0,58; 0.46; 0,45
30. VII.a 1931	0,37	22	0,39; ∞ ; 0,56
1. VIII. 1931	0,75	23,5	2,30; ∞ ; 1,70; ∞ ; ∞ ; 1,41; *0,95*; 0,77; *1,78*; 0,52

Zusammenfassend kann man sagen, daß an einer in Wasser liegenden *Nitella*-Zelle der Aktionsstrom an allen Stellen des Plasmalemmas praktisch gleichzeitig abläuft, meine früher aus Latenzzeitbestimmungen abgeleiteten Leitungsgeschwindigkeiten (27) also irrtümlich berechnet sind, daß aber an in Luft befindlichen Internodialzellen Erregungsleitung mit 2,3 bis 0,3 cm sek^{-1} zu beobachten ist. Die Anstiegszeit des Aktionsstroms beträgt nach Ausmessungen vieler Kurven von 14 verschiedenen Zellen bei im Mittel 17° C 1,29 ± 0,04 (wahrscheinlicher Fehler) sek, in genügender Übereinstimmung mit dem seinerzeit (27) für 24° C angegebenen Wert von 1,1 ± 0,1 sek. Der Aktionsstrom hat also bei der Erregungsleitung eine Anstiegslänge von 0,36 bis 2,8 cm, d. h. eine solche Strecke hat, bei Ableitung von außen, zunehmendes negatives Potential. Wie

aus einer Zusammenstellung bei Brücke (6) ersichtlich, liegt die Anstiegslänge bei den verschiedensten bisher untersuchten tierischen und pflanzlichen erregungsleitenden Systemen zwischen 10 und 0,3, meist aber zwischen 3 und 0,3 cm. Diese geringe Variabilität der Anstiegslänge ist auffällig, wenn man bedenkt, daß die dazugehörigen Leitungsgeschwindigkeiten zwischen 0,16 und 5300 $cm\,sek^{-1}$ liegen. Wenn die Leitungsgeschwindigkeiten von den, in den verschiedenen Fällen sehr verschiedenen, den Zellen außen anliegenden Widerständen abhängen würden, wäre eine derartige Gesetzmäßigkeit schwer vorstellbar. Aus diesen und den oben angeführten Gründen halte ich es für wahrscheinlich, daß die Erregungsleitung nicht durch Reizung der noch unerregten Stellen durch den Aktionsstrom zustande kommt, sondern, daß sie durch eine chemische Reaktion im Plasmalemma bedingt wird. Bei sehr geringem äußerem Widerstand, wenn die Zelle z. B. in Wasser liegt, scheint allerdings der Aktionsstrom irgendeiner Stelle den Erregungsvorgang im ganzen Plasmalemma gleichzeitig auszulösen, wenn nicht schon, aus demselben Grund, der Reiz selbst das ganze Plasmalemma gleichzeitig erregt.

Von Blinks, Harris und Osterhout (4) wurde für die Leitungsgeschwindigkeit bei *Nitella* 1—2 cm angegeben; ich weiß nicht, ob sich die Leitungsstrecke bei diesen Versuchen ganz oder nur teilweise in Vaselin befand. Im letzteren Fall könnte der Wert dadurch, daß sich Teile der Leitungsstrecke in Wasser befanden, erhöht sein. Ähnliches gilt für die Angaben von Auger (1a), Leitungsgeschwindigkeit im Mittel 1 $cmsek^{-1}$, Anstiegszeit des Aktionsstroms 1—6 sek. Auch an meinen Kurven von in Luft befindlichen Zellen erscheint die Anstiegszeit mitunter länger und die Aktionsströme erscheinen weniger scharf abgesetzt; dies offenbar, da die Ableitung nicht wirklich nur von einer Stelle und da der Aktionsstrom die verschiedenen Stellen nacheinander erreicht.

Erregungsauslösung und Latenz

Der Einfluß verschiedener KCl-Konzentrationen in der Außenlösung auf das elektrische Potential von *Nitella*-Zellen ist, wie schon seinerzeit beschrieben (27, S. 586f.), so wie er bei selektiv kationen-permeablem Plasmalemma und 0,1 n K als wesentlichem Kationengehalt des Protoplasmas zu erwarten wäre. Ich habe auch damals schon erwähnt, daß Erregungsvorgänge ausgelöst werden, wenn das die Zelle umgebende Wasser durch eine KCl-Lösung von 0,001 bis 0,005 Mol ersetzt wird. In Fig. 3 gebe ich eine Kurve wieder, aus der man ersieht, wie bei Ersatz

des die Zelle umgebenden Wassers durch 0,01 Mol KCl ein Erregungsvorgang ausgelöst wird und das Plasmalemmapotential zurückgeht. Solange die Zelle noch in dieser Lösung verblieb, hatte das Plasmalemmapotential den in 3d ersichtlichen, stark reduzierten Wert und Erregungsvorgänge waren auch durch starke elektrische Reize nicht auslösbar. Erst nach Ersatz der KCl-Lösung durch Kulturwasser kehrte mit dem Wiederanstieg des Plasmalemmapotentials die Erregbarkeit wieder. 0,005 Mol KCl setzte, wie zu erwarten, das Potential viel weniger herab und die Erregbarkeit blieb über die ganze Versuchsdauer erhalten, wobei das Ausmaß der Aktionsströme natürlich reduziert war.

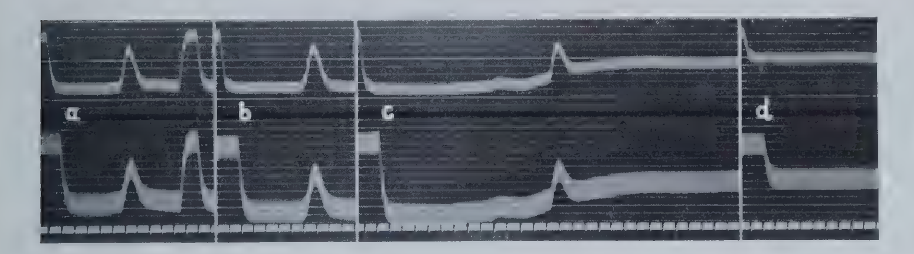


Fig. 3. 8. VIII. 31. In eine Internodialzelle wurden um 17h05 zwei 0,1 n KCl-Elektroden eingestochen, die, deren Spannung unten registriert ist, 0,16 cm von der Reizkathode, die, deren Spannung oben registriert ist, um 0,75 cm weiter. Die als Reize dienenden Öffnungsinduktionsschläge wurden durch Platinelektroden, welchen die Zelle auflag, zugeführt. Zu Beginn jeder Aufnahme sind die Nullstellungen der Elektrometer verzeichnet. a 17h42 Reizstärke 1,9, Eichung + 0,1 Volt, zugleich Koinzidenzmarke für beide Kurven. b 17h53 Reizstärke 1,0. c Das Wasser wurde durch 0,01 n KCl ersetzt, kein elektrischer Reiz. d 18h10. Keine Plasmaströmung seitdem sich die Zelle in der KCl-Lösung befand. Reizstärke 2,5; später auch Reizstärke 10 unwirksam. Zeitmarken Sekunden. 24,5° C.

Auch Lösungen mit genügend alkalischer Reaktion scheinen erregungsauslösend zu wirken. Wenigstens habe ich gelegentlich der Untersuchung über die Plasmalemmabildung (28) gesehen, daß die Annäherung einer mit 0,1 n KCl + 0,5 Mol K_2HPO_4 gefüllten Elektrode die Zelle erregte. Einen stärkeren Reiz bedingte die Annäherung einer mit 0,1 n KCl + 0,5 n K_2CO_3 gefüllten Elektrode; siehe (28) Fig. 1. Am stärksten erregungsauslösend war die Annäherung einer Elektrode, die 0,1 n KOH enthielt. Auch wenn diese KOH enthaltenden Elektroden sehr feine Spitzen von 4—12 μ äußerem Durchmesser hatten, lösten sie nach dem Einstich meist rhythmische Erregungsvorgänge aus, was sonst nur sehr grobe Elektroden von 25—50 μ Spitzendurchmesser mitunter tun, wenn

sie beim Einstich das Plasmalemma besonders weit aufreißen. In dem in Fig. 4 wiedergegebenen Versuch war zwar auch eine der Elektroden mit 0,1 n KCl + 0,1 n KOH gefüllt, da die Elektroden aber schon lange eingestochen waren, war diese Elektrode durch neu gebildetes Plasmalemma dicht verschlossen, so daß sie selbst nicht mehr als Reiz wirkte. Fig. 4b zeigt die Wirkung eines Tropfens 0,1 n KOH der in das die Zelle umgebende Wasser, in die Nähe derjenigen Ableitungselektrode gebracht wurde, deren Potential unten registriert ist. Man sieht, daß während des starken, an beiden Elektroden annähernd gleichen Potentialrückganges zwei Aktionsströme auftraten. Nach dem Auswaschen des Kaliumhydroxyds

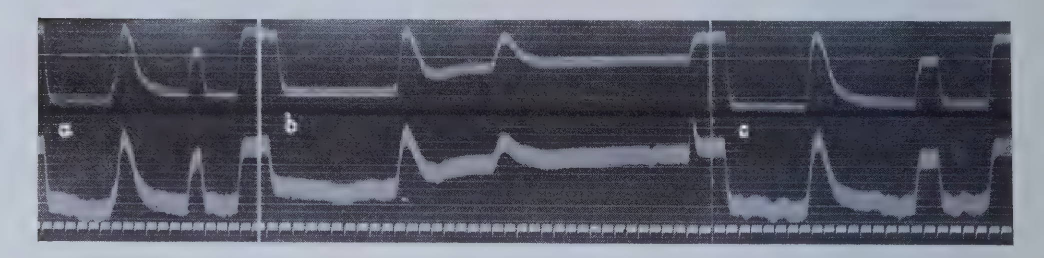


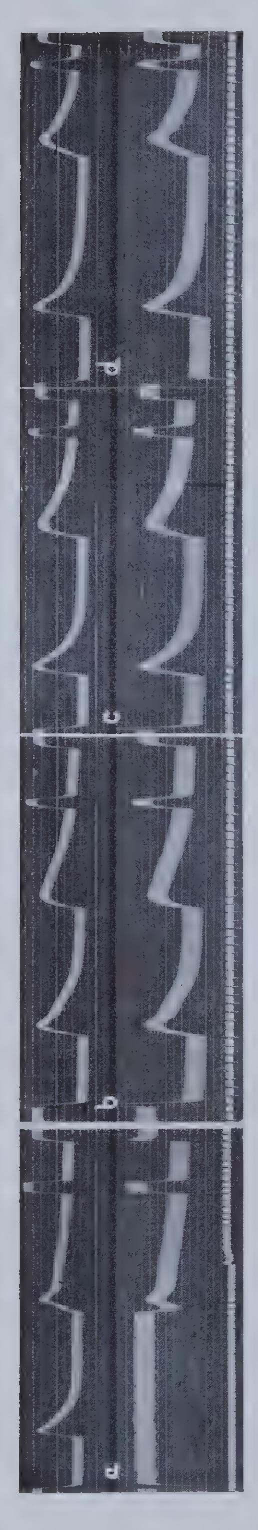
Fig. 4. In eine Internodialzelle wurden am 1. IX. 31 um 18^h50 zwei schon einmal kurz gebrauchte Elektroden eingestochen. Die, deren Spannung oben registriert ist, enthielt 0,1 n KCl und war 0,37 cm von der Reizkathode entfernt, die, deren Spannung unten registriert ist, enthielt 0,1 n KCl + 0,1 KOH und war um 0,81 cm weiter entfernt eingestochen. Außen anliegende Platinelektroden dienten zur Reizung durch Öffnungsinduktionsschläge. Zu Beginn und zu Ende jeder Aufnahme sind die Nullagen der Elektrometer verzeichnet. a 4. IX. 16^h20. Reizstärke 2,4, Eichung 0,1 Volt. Um 16^h43 war Reizstärke 1,9 unwirksam. b 17^h08. Nahe der unten registrierten Elektrode wurde ein Tropfen 0,1 n KOH dem die Zelle umgebenden Wasser zugesetzt; hierdurch wurden zwei Erregungsvorgänge ausgelöst; Potentialrückgang an beiden Elektroden sehr ähnlich. c 18^h18. Reizstärke 2,9, Eichung + 0,1 Volt, zugleich Koinzidenzmarke für beide Kurven. Zeitmarken Sekunden. Die Unglätte der unteren Kurve ist durch starke Plasmalemmabildung in der 0,1 n KCl + 0,1 n KOH-Elektrode und dadurch hervorgebrachten hohen Widerstand derselben bedingt.

erholte sich die Zelle wieder, wie aus Fig. 4c zu ersehen. Die besprochenen Erregungsvorgänge sind nicht nur von Aktionsströmen, sondern auch von typischen Strömungsstillständen begleitet.

Die Erregungsauslösung beim Verbringen der Zellen in Zuckerlösungen und eventuell beim Rückverbringen in Wasser hat Hörmann (13) nach den Strömungsstillständen beschrieben und ich habe die entsprechenden Aktionsströme verzeichnet (27). Dasselbe gilt für Kältereize,

für die Fig. 11i noch ein Beispiel gibt. Auch Äthylalkohol in genügender Konzentration wirkt zunächst erregungsauslösend; erst später stellt sich die narkotische Wirkung ein.

In den genannten Fällen ist oft und insbesondere wenn der Reiz schwach ist, vor dem Aktionsstrom ein geringer Rückgang des Plasmalemmapotentials zu beobachten. Dies kommt zum Teil daher, daß der Reiz, der eine Abnahme des Plasmalemmapotentials bewirkt, den Erregungsvorgang erst nach einer gewissen Einwirkungszeit auslöst, die um so länger ist, je schwächer der Reiz ist. Wie insbesondere gewisse elektrische Reize zeigen, reicht dies aber zur Erklärung der Verhältnisse nicht aus. Ein Öffnungsinduktionsschlag, wie ich ihn in der Regel angewandt habe, dauert nur wenige Tausendstel einer Sekunde und doch zeigt Fig. 1a etwa durch eine Sekunde vor dem eigentlichen Aktionsstrom einen Rückgang des Plasmalemmapotentials, der, wie Fig. 1d zeigt, auch nach Reizen auftritt, die etwas zu schwach sind um einen Erregungsvorgang auszulösen. Bei stärkeren Reizen, Fig. 1b und c, tritt der Aktionsstrom unmittelbar, ohne erkennbare Latenzzeit auf. Daß es sich bei den aus den Kurven ersichtlichen Latenzzeiten um wahre Latenzen und nicht, wie ich ursprünglich annahm (27), um Leitungszeiten handelt, zeigt am besten Fig. 1a, da hier die eine Ableitungselektrode unmittelbar über der Reizkathode, die andere mehr als 1 cm weit davon, außerhalb der Reizelektroden eingestochen war und somit eine eventuelle Leitungszeit auf den beiden übereinander registrierten Kurven von ganz verschiedenem Betrag hätte sein müssen. Daß es sich bei dem Potentialrückgang, wie er in Fig. 1d und in 1a vor dem Aktionsstrom zu erkennen ist, nicht etwa um eine direkte Einwirkung des Reizstromes auf die Ableitungselektroden handelt, geht daraus hervor, daß die Erscheinung unverändert bleibt, wenn Anode und Kathode vertauscht werden. Um mich leichter ausdrücken zu können, will ich den Vorgang der sich zwischen Reiz und Aktionsstrom, also auch zwischen Reiz und Erregungsvorgang einschiebt, als Latenzvorgang bezeichnen. Als Beweis für das Vorkommen eines solchen Vorganges sehe ich nur die Latenzzeit zwischen dem Ende eines schwachen Reizes und dem Beginn des Aktionsstromes an. Ein Zusammenhang des Latenzvorgangs mit dem Potentialrückgang in dieser Zeit dürfte wenigstens insoweit bestehen, daß bei gleichartigen, nur verschieden starken Reizen ein stärkerer Potentialrückgang auf einen stärkeren Latenzvorgang schließen läßt. Genaueres läßt sich über diesen Zusammenhang, der recht kompliziert sein mag, wohl noch nicht sagen. Im Gegensatz zum Aktionsstrom, nimmt der Latenzvorgang mit zunehmender Reiz-



stärke zu. Er scheint vom physiologischen Zustand der Zelle abhängig, denn eine Reihe rasch aufeinanderfolgender unterschwelliger Reize reduziert den Latenzvorgang und setzt die Erregbarkeit herab, wobei wahrscheinlich das letztere wenigstens zum Teil Folge des ersteren ist.

Der Einstich einer Elektrode mit 4—15 μ äußerem Spitzendurchmesser löst, als mechanischer Reiz, meist einen Erregungsvorgang ohne merkliche Latenz aus. Im absoluten Refraktärstadium löst natürlich auch ein Einstich keinen Aktionsstrom aus, aber er wirkt meist auch nicht als Dauerreiz, so daß einem im absoluten Refraktärstadium erfolgten Einstich auch nach Ablauf desselben späterhin meist kein Erregungs-

Fig. 5. 9. XII. 31. In eine Internodialzelle wurde um 16^h00 eine 0,1 n KCl-Elektrode eingestochen. Zu Beginn und zu Ende jeder Aufnahme sind die Nullstellungen der Elektrometer verzeichnet. Gegen Ende jeder Aufnahme eine Eichung von 0,1 Volt, die auch Koinzidenzen für beide Kurven abgibt. a 16^h29. Durch der Zelle außen anliegende Platinelektroden wurde mit Reizstärke 3,7 gereizt und nach 19,1 sek die zweite Ableitungselektrode, deren Spitze sich bis dahin außerhalb der Zelle im Wasser befand, eingestochen. Der Einstich löst, weil im relativen Refraktärstadium der vorhergehenden Erregung, erst nach einer Latenz von etwa 0,8 sek einen Erregungsvorgang mit reduziertem Aktionsstrom aus. b 17^h18. Reizstärke 3,7, nach 15,2 sek Reizstärke 6,9. Es läßt sich nicht sicher erkennen, ob der zweite Reiz nur einen Latenzvorgang oder auch einen diesem aufgesetzten kleinen Aktionsstrom, also einen Erregungsvorgang, ausgelöst hat. c 17^h44. Ähnlich wie b, aber Reizabstand 18,0 sek; jetzt ist der durch den zweiten Reiz ausgelöste, allerdings vom Latenzvorgang nicht deutlich abgesetzte Aktionsstrom sicher zu erkennen. d 18^h05. Ähnlich c, Reizabstand 18,4 sek, Reizstärke des zweiten Reizes aber nur 5,0, daher deutliche Latenz von etwa 0,7 sek, wodurch der Aktionsstrom vom Latenzvorgang deutlich abgesetzt ist. Nach der Latenzzeit beurteilt ist der in a verzeichnete Einstich ein schwächerer Reiz als ein Induktionsstrom von Reizstärke 5,0. Da Reizstärke 3 etwa den Schwellenreiz außerhalb des Refraktärstadiums darstellt, ist dieser Einstich ein Reiz von etwa 1,7facher Schellenstärke. Zeitmarken Sekunden (im ersten Teil von a nachträglich eingetragen). 16^0 C.

vorgang mehr folgt. Im relativen Refraktärstadium bedingt ein Einstich mit einer derartigen Elektrode meist einen Erregungsvorgang mit gut meßbarer Latenzzeit, siehe in (28) die Fig. 1. Da die Latenzzeit von der Reizstärke abhängt, bot sich hier die Gelegenheit den mechanischen Reiz des Einstiches mit elektrischen Reizen zu vergleichen. Ich habe mich in einer größeren Anzahl von Versuchen bemüht, im relativen Refraktärstadium eines elektrisch ausgelösten Erregungsvorgangs eine zweite Elektrode einzustechen und habe dann, nach einer gewissen Erholungszeit, mit zwei elektrischen Reizen in demselben Zeitintervall diejenige Reizstärke des zweiten bestimmt, die eine Latenzzeit von ähnlicher Dauer wie der Einstich ergab. Ein Teil eines solchen Versuches ist in Fig. 5 wiedergegeben und im folgenden führe ich die Resultate der drei auswertbaren Versuche an.

Diese kleine Zusammenstellung zeigt, daß ein Einstich in das Protoplasma durchaus kein besonders starker Reiz zu sein braucht; freilich

Datum und Temperatur °C	Zeit zwischen dem 1. und 2. Reiz in Sekunden	Latenzzeit nach dem 2. Reiz in Sekunden	Reizstärke	Bemerkungen
7. XII. 1931	8,8	2,7	Einstich	Außerhalb des Refraktärstadiums dürfte die Schwellenreizstärke etwa 2 gewesen sein. Nach der Latenzzeit beurteilt, kommt dem Einstich weniger als die doppelte Schwellenreizstärke zu.
16°	12,9	0,6	5,0	
	8,6	0,9	5,0	
	8,7	0,0	6,9	
	8,8	0,7	4,3	
	8,9	0,85	4,3	
9. XII. 1931	19,1	0,8	Einstich	Die Schwellenreizstärke war 3; nach der Latenzzeit kommt dem Einstich weniger als die 1,7fache Schwellenreizstärke zu.
16°	18,0	0,0	6,9	
	18,4	0,7	5,0	
10. XII. 1931	11,8	0,7	Einstich	Die Schwellenreizstärke war 1,2; nach der Latenzzeit kommt dem Einstich etwa die 4fache Schwellenreizstärke zu.
17°	10,1	1,2	5,0	
	12,2	0,9	3,7	
	12,4	0,6	5,0	
	12,1	∞	2,9	
	12,0	0,0	6,9	

wird die Reizstärke sehr von der Art der verwendeten Nadel oder Elektrode und, bis zu einem gewissen Grad, von der Art des Einstiches abhängen. Ich halte diese Versuche übrigens keineswegs für den ersten Nachweis dafür, daß eine Verletzung kein Maximalreiz zu sein braucht. Es hat schon Lánczos (15) gezeigt, daß das Durchschneiden eines Nerven innerhalb einer Narkosestrecke eine geringere Muskelkontraktion auslösen kann, als ein ebensolcher Schnitt vor oder hinter der Narkosestrecke. Es ist also das Zerschneiden innerhalb einer genügend narkotisierten Strecke für manche, wahrscheinlich für die stärker narkotisierten Fasern ein unterschwelliger Reiz, der keine Erregung auslöst. Die Verfasserin schließt aus ihren Versuchen allerdings auf die Ungültigkeit des Alles- oder Nichtsgesetzes, was bei einer Arbeit aus dem pharmakologischen Institut in Pecz aber nicht anders zu erwarten ist.

Die elektrische Erregbarkeit

Von der elektrischen Erregbarkeit der Characeen ist schon seit Hörmann (13) bekannt, daß der Erregungsvorgang bei Stromschluß an der Kathodenseite, bei Stromöffnung an der Anodenseite der Zelle ausgelöst wird. Besonders schön läßt sich dies zeigen, wenn man die eine Reizelektrode in das Protoplasma der Zelle eingestochen hat. Wählt man diese Elektrode als Anode, so daß das ganze Plasmalemma so durchflossen wird wie sonst an der Kathodenseite, so erhält man von einer gewissen Stromstärke an einen Erregungsvorgang bei Stromschluß, kenntlich am Aktionsstrom und Strömungsstillstand, nie aber bei Stromöffnung. Umgekehrt erhält man, wenn man die eingestochene Reizelektrode zur Kathode macht, nur bei Stromöffnung einen Aktionsstrom. Bei entsprechender Stromstärke kann man allerdings auch bei diesem Durchströmungssinn noch während der Strom geschlossen ist Strömungsverlangsamung oder gar Stillstand beobachten, allerdings, wie gesagt, ohne Aktionsstrom. Der Stillstand ist auch nicht von der Dauer, wie der mit dem Erregungsvorgang verbundene, sondern hierin von der Reizstärke abhängig. Es handelt sich also offenbar nur um eine Schädigung, welche auch die Strömung ungünstig beeinflußt, worauf ich in dem Abschnitt über Erregungsvorgang, Strömungsstillstand und Viskosität nochmals zurückkomme.

Bezüglich der verschiedenen Theorien der elektrischen Erregbarkeit glaube ich, daß meine Versuche an *Nitella* zunächst eine Prüfung der Kondensatortheorie erlauben.

Nach dieser hat man sich die erregungsauslösende Wirkung eines in der üblichen Weise durch die Zelle geleiteten Stromes derart vorzustellen, daß an den Grenzflächen gegen die Kathode und gegen die Anode Aufladungen, wie an Kondensatoren auftreten, wobei diese Kondensatoren hintereinander geschaltet und durch den Widerstand des Protoplasmas verbunden zu denken sind. Die Verhältnisse werden noch dadurch kompliziert, daß die Kondensatoren nicht als vollkommen isoliert, sondern als durch den Plasmalemmawiderstand überbrückt vorzustellen sind, daß der ganzen Zelle noch Widerstände vorgeschaltet sein können und daß die Zelle sich in einem leitenden Medium befindet, das einen Nebenschluß für die ganze Kondensatoranordnung bildet. Wenn, wie bei einer in Wasser liegenden *Nitella*-Zelle, das äußere Medium einen Nebenschluß von sehr geringem Widerstand bildet, so sind dem ganzen System vorgeschaltete Widerstände ohne Einfluß auf die Aufladezeit der Kondensatoren und diese Aufladezeit hängt dann von der Kapazität der Grenzflächen, ihren Übergangswiderständen und dem die kathodische mit der anodischen Grenzfläche verbindenden Protoplasmawiderstand ab. Die Zeit, in der sich die Kondensatoren auf den halben definitiven Wert aufladen, müßte der aus elektrischen Reizversuchen gewonnenen Chronaxie gleich sein. Die Chronaxie erhält man, wenn man die bei langer Reizzeit notwendige Spannung verdoppelt und hierzu die notwendige Reizzeit bestimmt; sie ergibt sich für große Internodialzellen zu 0,1 bis 0,3 Sekunden. Wenn man an einem Ende einer solchen Zelle die Spannung zwischen außen und innen mit zwei Elektroden, deren eine eingestochen ist, mißt, und mit zwei anderen, in das Wasser tauchenden Elektroden die Zelle der Länge nach durchströmt, so kann man das Entstehen und das Verschwinden der Polarisation an der Kathoden- und an der Anodenseite direkt verfolgen. Ich habe in einigen solchen Versuchen die Zeiten bis zum Eintritt bzw. Verschwinden des halben Wertes der endgültigen Polarisation roh, ohne Korrektion der Kurven gemessen. Die gemessenen Werte dürften hierdurch etwas zu hoch sein; sie waren alle zwischen 0,2 und 0,3 sek, in guter Übereinstimmung mit dem oben genannten Wert der Chronaxie. Diese Übereinstimmung verlangt jede Theorie der elektrischen Erregbarkeit, die dem erregungsauslösenden Vorgang auch eine Polarisationswirkung zuschreibt. Ich habe aber auch Versuche in größerer Zahl angestellt, bei welchen die Voraussage der Kondensatortheorie von der anderer Theorien abweicht. Sie sind ausführlich in dem Abschnitt, Erregung bei verändertem Plasmalemmapotential, beschrieben. Die Durchströmung der Zelle erfolgte hier von einer in das umgebende Wasser tauchenden Elektrode aus zu einer eingestochenen Platinelektrode. Das Plasmalemmapotential wurde mit einer eingestochenen KCl-Elektrode gemessen. In diesem Fall muß nach der Kondensatortheorie das ganze Plasmalemma als ein Kondensator zwischen Protoplasma und Außenmedium wirken. Nach der Stromöffnung waren die beiden eingestochenen Elektroden nur mit dem Protoplasma verbunden, sonst durch Glas, Hartgummi oder Bernstein isoliert, da das mit der KCl-Elektrode verbunden gewesene Lindemannelektrometer ein elektrostatisches Elektrometer ist. Es konnte sich der angenommene Kondensator jetzt also, abgesehen von den großen Widerständen der genannten Isolationen, nur durch den ihn überbrückenden Widerstand des Plasmalemmas entladen. Wie schon in dem Abschnitt über Erregungsleitung ausgeführt, geht aus den Potentialregistrierungen von zwei eingestochenen Elektroden hervor, daß dieser Widerstand des Plasmalemmas viel größer ist als der des Protoplasmas. Daher ist nach der Kondensatortheorie zu erwarten, daß die Zeit in der die Polarisation auf die Hälfte zurückgeht bei diesen Versuchen entsprechend dem höheren Entladungswiderstand viel länger

ist als bei den früheren. Die Ausmessung der Aufnahmen ergab, wieder ohne Korrektur der Kurven, auch jetzt Werte zwischen 0,2 und 0,3 sek, so daß die Polarisation am Plasmalemma nicht der an einem Kondensator analog sein kann.

Ich komme nun zu den Versuchen, in denen für verschiedene Reizzeiten die zur Erregungsauslösung eben nötigen Spannungen bestimmt wurden. Dabei galt als Zeichen der Erregung der Strömungsstillstand, nur in einzelnen Versuchen wurden außerdem die Aktionsströme registriert. Zur Herstellung kurzer Schließungszeiten habe ich ein Lucaspendel mit den üblichen Öffnungskontakten und einen Schließungskontakt nach Dittler (9) verwendet. Die bisher zum Einstechen in Zellen gebrauchten Elektroden entsprechen den Anforderungen, die man an Reizelektroden für solche Versuche stellt, noch nicht. Die Platinelektroden sind natürlich zu stark polarisierbar und an den KCl-Elektroden bilden die Zellen mit der Zeit selektiv kationenpermeables Plasmalemma (28). Wenn an diesem auch, solange die Elektroden mit Protoplasma oder 0,1 n KCl in Berührung sind, kein merkliches Potential entsteht und diese Elektroden daher zu Potentialmessungen, insbesondere mit elektrostatischen Elektrometern, gut geeignet sind, so erzeugen stärkere Ströme doch Polarisationspotentiale und vor allem Widerstandsänderungen in den Elektroden. Da die in der Elektrodenspitze gebildete Membran für Anionen impermeabl ist, bedingt ein Strom eine Salzzunahme an der Kathodenseite und eine Salzabnahme an der Anodenseite der Membran. Außerhalb der Elektrode erfolgt rascher Ausgleich durch Diffusion, innerhalb der dünnen Elektrodenspitze ist ein solcher sehr erschwert. Daher tritt, wenn eine derartige Elektrode als Anode verwendet wird, eine beträchtliche Widerstandszunahme, wenn sie als Kathode verwendet wird, eine gewisse Widerstandsabnahme in Erscheinung. Ich habe daher nur gelegentlich einmal eine solche Elektrode zur Bestimmung der Beziehung zwischen Reizzeit und Spannung verwendet; die eingestochene Elektrode war Anode und das Resultat ganz ebenso wie in den gleich zu besprechenden Versuchen, in denen die Zellen der Länge nach durchströmt wurden.

Um die Internodialzellen in Wasser liegend in ihrer Längsrichtung durchströmen zu können, habe ich eine Glasschale durch eine Wand in zwei Hälften geteilt und in die Wand eine 1 cm lange, schmale Rinne eingebaut, in der die Zellen lagen. Die stromzuführenden Elektroden tauchten in größerer Entfernung von der Zelle in das Wasser. Sie waren von dem auch sonst verwendeten Typus, Ag-AgCl- 0,1 n KCl mit etwa 0,05 cm Spitzendurchmesser, wie ich sie sonst zur Erdung verwendet habe. Dabei zeigte es sich, daß an Zellen, deren der Kathode zugekehrtes Ende sich noch ganz innerhalb der Rinne befand, eine Schließungserregung erst bei höheren Spannungen auftrat, als eine Öffnungserregung. Die Schließungserregung wird sehr begünstigt, wenn das kathodische Ende der Zelle etwas aus der Rinne in den weiten Teil der Schale hervorragt, wo die Stromlinien, die innerhalb der Rinne parallel verlaufen, divergieren. Offenbar ist es für die Schließungserregung erforderlich, daß der Strom aus der Zelle in das umgebende Wasser austritt; ein Stromaustritt in die Nachbarzelle scheint ebenso unwirksam zu sein, wie ein Reiz an einer in 0,1 n KCl liegenden Zelle. Ich habe daher für die kurzen Internodialzellen, unter 0,5 cm, eine andere Glasschale mit einer nur 0,15 cm starken Trennungswand verwendet und diese Zellen nur über eine Einsenkung derselben gelegt. Für die Öffnungserregung macht es weniger aus ob sich das anodische Ende der Zelle innerhalb der Rinne oder außerhalb, im Gebiet konvergierender Stromlinien befindet, was sich daraus erklären dürfte, daß die während der Durchströmung entstehende Polarisation die Stromlinien so verschiebt, daß sie jetzt auch innerhalb der Rinne in höherem Maß in die Zelle eintreten.

Zur Auswertung der Versuchsergebnisse verwende ich die Theorie der elektrischen Erregbarkeit von Nernst (19), wozu ich mich durch das oben beschriebene Nichtzutreffen der Voraussage der Kondensatortheorie um so mehr für berechtigt halte. Allerdings kann die Theorie von Nernst in ihrer ursprünglichen Form auch nicht mehr aufrecht erhalten werden (24), doch werde ich hierauf erst später näher eingehen.

Die langen Internodialzellen, über 1,0 cm, waren leichter erregbar als die kurzen, unter 0,5 cm. Ich habe zur Reizung der ersteren die Spannungen von einem Gefälledraht abgenommen, an dessen Enden durch zwei Stahlakkumulatoren 2,6 Volt aufrecht erhalten wurden. Für die kurzen Zellen war dies nicht ausreichend und deshalb habe ich für diese eine nach 3 Volt abstufbare Trockenbatterie mit einem Vorschaltwiderstand von 0,1 oder 0,5 Megohm verwendet. Diese Abhängigkeit der Erregbarkeit von der Zellänge steht in Übereinstimmung mit der Theorie.

Von den Formeln, die den Zusammenhang von Reizzeit und notwendiger Spannung ergeben, brauche ich hier nur die für konstante Stromstöße und ich muß mich auch bei dieser kurz fassen und bezüglich ihrer Ableitung und vieler Einzelheiten auf die ausführlichen Arbeiten verweisen (19, 12, 24). Die von Hill abgeleitete Formel lautet: $V = \frac{\lambda}{1 - \mu \Theta^t}$, dabei bedeutet V die Reizspannung, λ das zu einer unendlich langen Schließungszeit gehörige V, t die Schließungszeit, μ eine Konstante, die bei Längsdurchströmung den Wert 0,81 .. hat und $\Theta = e^{-k\frac{\pi^2}{a^2}}$, wobei $e = 2{,}718$ .., $\pi = 3{,}14$ .., a die Länge der zylindrisch gedachten Zelle ist und k als Diffusionskoeffizient eines durch den Strom gebildeten Salzes in die Theorie eingeführt wurde. Daß sich bei bekanntem a, k als für einen Diffusionskoeffizienten viel zu groß ergibt, ist eben der Grund dafür, daß man an den Grundannahmen der Nernstschen Theorie nicht mehr festhalten kann. Auf eine andere Deutungsmöglichkeit von k werde ich am Schluß dieser Arbeit noch zu sprechen kommen. Die Formel gilt übrigens in dieser einfachen Form nur bis zu Spannungen, V, die etwas größer als 2 λ sind. Für kürzere Reizzeiten müssen im Nenner noch weitere Glieder berücksichtigt werden. Es ist dann einfacher die von Nernst angegebene Formel, $V \cdot \sqrt{t}$ = konstant, anzuwenden, die nur für kurze Reizzeiten gilt, aber noch bis zu etwas kleinerem V als 2 λ gut anwendbar ist. Im folgenden gebe ich zwei Versuche als Beispiele wieder.

22. XII. 1931, 16,5° C. Internodialzelle 1,6 cm lang			6. II. 1932, 18,5° C. Internodialzelle 0,42 cm lang $\lambda = 10{,}5$; $\mu = 0{,}81$; $\log \Theta = -4{,}19$			
t in Sekunden	V	$V \cdot \sqrt{t}$	t in Sekunden	V	V berechnet nach Hill	$V \cdot \sqrt{t}$
∞	5	—	∞	10,5	(10,5)	—
0,3	11	6,0	0,3	10,5	11,0	5,75
0,2	13	5,8	0,1	15	15,2	4,74
0,1	19	6,0	0,05	21	(21)	4,70
			0,03	27	26,6	4,68

Aus allen meinen Versuchen habe ich nach der Formel von Hill den Wert für $-\log \Theta$ berechnet; dabei habe ich μ meist zu 0,81 angenommen, nur selten aus dem Versuch berechnet. Hieraus ergibt sich k nach der Beziehung $k = 0{,}233 \cdot (-\log \Theta) \cdot a^2$, wobei ich für a die Länge der betreffenden Internodialzelle eingesetzt habe. Die folgende Zusammenstellung ist nach abnehmendem a geordnet.

Datum	$-\log \Theta \ \frac{1}{\text{Sekunden}}$	$k \ \frac{\text{cm}^2}{\text{Sekunden}}$	a cm	Temperatur °C
10. II. 1932	0,85	0,64	1,8	17
26. XII. 1931	1,57	1,06	1,7	13
21. XII. 1931	0,59	0,35	1,6	14
22. XII. 1931	0,57	0,34	1,6	16,5
24. XII. 1931	1,27	0,76	1,6	14,5
16. II. 1932	1,54	0,91	1,5	16
21. I. 1932	1,14	0,45	1,3	17,5
19. II. 1932	1,59	0,37	1,0	18,5
20. II. 1932	6,66	0,35	0,45	17,5
6. II. 1932	4,19	0,17	0,42	18,5
2. II. 1932	2,51	0,09	0,40	18,5
17. II. 1932	8,92	0,33	0,40	18,5
4. II. 1932	42,02	1,20	0,35	20,5
18. II. 1932	4,14	0,12	0,35	18,5
9. II. 1932	3,62	0,10	0,34	17

Man sieht, daß $-\log \Theta$ der unter 0,5 cm langen Zellen immer größer ist, als derjenige der über 1 cm langen. Da die Chronaxie in Sekunden gleich ist $0{,}2122 : (-\log \Theta)$, so kann man auch sagen, daß die Chronaxie der kurzen Zellen kürzer ist. Diese Unterschiede zwischen den verschieden langen Zellen sind in den k-Zahlen insofern ausgeglichen, als der größte und die kleinsten Werte für k bei den kurzen Zellen zu finden sind. Der

Mittelwert der k-Zahlen ist allerdings für die großen Zellen größer, so daß der ursprüngliche Unterschied im $-\log \Theta$ durch die Multiplikation mit a^2 etwas überkompensiert erscheint. Da sich die Zellen auch dem Alter nach unterscheiden, indem die kürzeren viel jünger sind, so können diese geringen Unterschiede im Zahlenwert von k durch physiologische Verschiedenheiten bedingt sein. Ich glaube, daß diese Untersuchung meine früheren Befunde an anderen Objekten bestätigt, nach welchen die elektrische Erregbarkeit etwa in der Art von der Länge der Zellen oder Fasern abhängt, wie es die Theorie von Nernst und Hill voraussagt (24).

Das Refraktärstadium

Nach einem Erregungsvorgang läßt sich durch eine gewisse Zeit kein zweiter auslösen und diese ist das absolute Refraktärstadium; es beträgt für *Nitella*-Internodialzellen meist 5 bis 20, mitunter bis 40 Sekunden, und an geschädigten Zellen noch mehr. Im relativen Refraktärstadium, welches sich an das absolute anschließt, lassen sich Erregungsvorgänge nur durch stärkere Reize auslösen, als im Normalzustand erforderlich sind. Das Ausmaß des Aktionsstroms ist im Beginn des relativen Refraktärstadiums sehr gering und erreicht gegen Ende desselben etwa das normale. Da die zu Beginn des relativen Refraktärstadiums notwendigen starken Reize sehr starke Latenzvorgänge bedingen, ist es oft schwer zu entscheiden, ob diesen noch ein kleiner Aktionsstrom aufgesetzt ist oder nicht; nur wenn der Reiz die Stärke des zu dieser Zeit notwendigen nicht weit überschreitet, ist der Aktionsstrom leicht zu erkennen, weil er dann erst nach langer Latenzzeit auftritt und sich dadurch deutlich vom Latenzvorgang abhebt, wie in Fig. 5a, d und 6 zu erkennen.

Die Dauer des gesamten Refraktärstadiums war an 5 daraufhin untersuchten Zellen zwischen 60 und 150 Sekunden. Der zu Beginn des relativen Refraktärstadiums zur Erregungsauslösung erforderliche Reiz war 2,5 bis 6mal so stark als ein Schwellenreiz außerhalb des Refraktärstadiums. Eine genaue Bestimmung der Erregbarkeit mit zunehmendem Reizintervall zwischen beiden Reizen war nicht möglich, weil trotz einer Erholungszeit von etwa 10 Minuten nach jedem Doppelreiz die Erregbarkeit nicht über mehrere Stunden genügend konstant war. Die Aktionsströme sind, soweit sich das erkennen läßt, auch im relativen Refraktärstadium in ihrem Ausmaß von der Reizstärke unabhängig. Die Anstiegszeit des Aktionsstroms ist während des ganzen relativen Refraktärstadiums in etwa gleichem Ausmaß verlängert. Ihre Rückkehr zur Norm habe ich

nicht mehr verfolgt. Die Anstiegszeit war im Mittel, meist aus vielen Beobachtungen, in drei Versuchen am Ende des Refraktärstadiums auf das 1,08, 1,38 und 1,23fache verlängert, in diesen und in einem vierten Versuche während des ganzen relativen Refraktärstadiums auf das 1,25, 1,39, 1,12 und 1,62fache, in zwei anderen Versuchen im Beginn des relativen Refraktärstadiums auf das 1,27 und 1,64fache.

Rhythmische Aktionsströme nach dem Einstich einer Elektrode, die ich seinerzeit (27, S. 581f., Fig. 2 u. 3) beschrieben und auch jetzt wieder öfter beobachtet und in einigen Fällen registriert habe, treten nur nach dem Einstich einer sehr groben Elektrode, der das Plasmalemma stark aufreißt, auf oder wenn diese 0,1 n KOH enthält; in beiden Fällen wird das Plasmalemmapotential durch den Einstich für längere Zeit stark herabgesetzt. Der Rhythmus läßt sich als Folge eines Dauerreizes auf ein System mit dem Refraktärstadium der *Nitella*-Internodialzelle verstehen.

Seitdem die Möglichkeit in Betracht gezogen wurde, daß es zweierlei Refraktärstadien gibt (25), autogene, die allen Zellen zukommen und die auch in ihrem absoluten Teil durch schädigende Einflüsse wie Ermüdung und Narkose verlängert werden und nach Doppelreizen wenigstens nicht verkürzt sind und induzierte, die vor allem Organen zukommen, für welche als ganze das Alles- oder Nichtsgesetz gilt oder welche doch als ganze rhythmisch tätig sind, deren absoluter Teil in der Narkose, bei Ermüdung und nach Doppelreizen verkürzt ist, ist es von Interesse, absolute Refraktärstadien auf die genannten Einflüsse hin zu untersuchen, insbesondere da autogene Refraktärstadien erst am Nerven und am quergestreiften Muskel genauer untersucht sind. Von diesem Gesichtspunkt aus sind die im folgenden beschriebenen Versuche an *Nitella*-Internodialzellen ausgeführt worden und haben für diese, wie zu erwarten, ein in jeder Beziehung typisches autogenes Refraktärstadium ergeben.

Das absolute Refraktärstadium nach Doppelreizen

An acht Internodialzellen habe ich das absolute Refraktärstadium nach einem normalen Erregungsvorgang und nach einem zweiten, möglichst bald nach dem ersten ausgelösten Erregungsvorgang bestimmt. Da hierzu drei Reize notwendig sind, von denen der zweite und der dritte einigermaßen stark sein müssen, habe ich Pausen von 20 Minuten oder mehr eingeschaltet, um die Zellen nicht zu schädigen. Aus der folgenden Zusammenstellung geht hervor, daß das absolute Refraktärstadium nach dem zweiten Erregungsvorgang gegenüber dem nach dem ersten meist deutlich verlängert ist. In dem Versuch vom 18. III. können beide nur wenig kürzer als 5 sek gewesen sein, in dem vom 17. III. nur etwas kürzer als

15 sek, hier machte es ausnahmsweise den Eindruck, als ob das zweite absolute Refraktärstadium etwas kürzer sei als das erste.

Datum	Zeit in Sekunden nach der 1. Erregung zu der eine 2.		Zeit in Sekunden nach der 2. Erregung zu der eine 3.		Temperatur °C
	nicht auslösbare	auslösbare	nicht auslösbare	auslösbare	
7. II. 1931	30	40	40	60	18
7. III. 1931	—	15	20	20	17
9. III. 1931	20	20	40	45	15,5
10. III. 1931	10	12	15	18	16
12. III. 1931	8	10	15	15	18
14. III. 1931	10	15	20	30	16
14. III. 1931	—	20	30	—	15,5
17. III. 1931	—	15	—	15	18
18. III. 1931	—	5	—	5	18
19. III. 1931	—	15	20	25	16

In Fig. 6 sind zwei Aufnahmen aus einem Versuch wiedergegeben. Sie zeigen auch, daß der dritte Reiz die Zelle bei stärker herabgesetztem Plasmalemmapotential trifft als der zweite und daher, wenn beide von gleicher Stärke sind, einen geringeren Latenzvorgang bedingt. Um die Reduktion des Plasmalemmapotentials gering zu halten, habe ich den

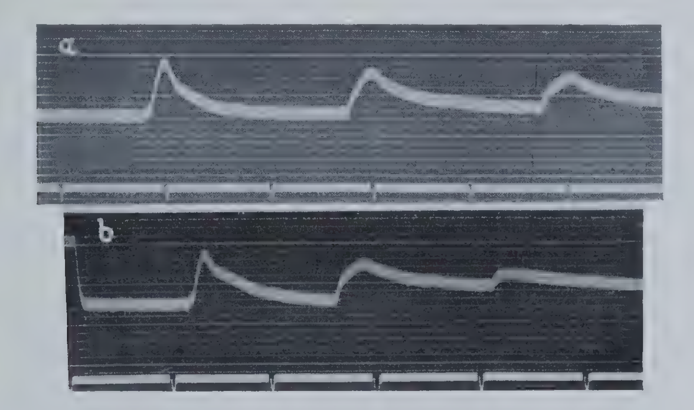


Fig. 6. 10. III. 31. Von einer Internodialzelle ist die Spannung durch eine um 8^h40 eingestochene 0,1 n KCl-Elektrode registriert; zu Beginn von b Nullstellung des Elektrometers. a 10^h47. Erster Reiz, Reizstärke 1, nach 20 sek zweiter, Reizstärke 5, wirksam, nach 20 sek dritter, Reizstärke 5, wirksam. b 11^h16. Erster Reiz, Reizstärke 1, nach 15 sek zweiter, Reizstärke 5, wirksam, nach 15 sek dritter, Reizstärke 5, unwirksam. Nach nicht reproduzierten Eichkurven beträgt das zu Beginn von b ersichtliche Potential des Zellinneren gegen außen — 0,11 Volt. Zeitmarken 10 Sekunden. 16° C.

zweiten Reiz möglichst schwach gewählt; um einer eventuellen geringeren physiologischen Wirksamkeit des dritten Reizes Rechnung zu tragen, habe ich diesen mitunter beträchtlich stärker gewählt als den zweiten. Wählt man Reizintervalle so, daß der dritte Reiz in das absolute Refraktärstadium des zweiten fällt und verringert dann diesen, bis er eben keinen Aktionsstrom mehr auslöst, wohl aber noch einen starken Latenzvorgang, so löst der dritte Reiz einen sehr großen Aktionsstrom aus. Der dritte Reiz wird also nur dann durch den zweiten unwirksam gemacht, wenn dieser einen Erregungsvorgang auslöst. Die eben unwirksamen Reizintervalle sind übrigens für die Versuchsergebnisse nicht so wesentlich, denn man erkennt bei den eben wirksamen an der sehr geringen Größe der Aktionsströme, daß das absolute Refraktärstadium nur um wenig überschritten ist.

Das absolute Refraktärstadium bei Ermüdung

In Übereinstimmung mit der schon nach Doppelreizen meist sehr deutlichen Verlängerung des absoluten Refraktärstadiums bei *Nitella*, wirkt auch ermüdende Reizung auffallend stark in diesem Sinn. Dies zeigt die folgende Zusammenstellung; in den drei ersten Versuchen wurde das absolute Refraktärstadium des letzten Erregungsvorgangs einer Ermüdungsreihe auf die übliche Art bestimmt, in den letzten zwei Versuchen wurden die ermüdenden Doppelreize selbst zur fortlaufenden Bestimmung des absoluten Refraktärstadiums verwendet.

Datum	Absolutes Refraktärstadium der Ermüdung in Sekunden: vor	nach	Zahl der ermüdenden Reize	Intervall zwischen dem ermüdenden Reiz in Minuten	Absolutes Refraktärstadium während der Ermüdung in Sekunden	Temperatur °C
17. III. 1931	15—20	15—20	3	1	30—40	18
18. III. 1931	7—15	7—10	4	1	10—15	18
			5	1	15—20	
19. III. 1931	20—25	15—20	3	1	25—30	17,5
			4	1	30—40	
21, III. 1931	10—15	10—15	2 Doppelreize	6	20—30	18
			6 „	6	20—30	
			9 „	vom	?—30	
			10 „	8. Reiz an	30—?	
			12 „	3	50—80	
25. III. 1931	10—15	9—10	6—7 „	3	30—40	18

Die Narkose und ihr Einfluß auf das absolute Refraktärstadium

Zur Narkose der *Nitella*-Internodialzellen habe ich das Kulturwasser, in welchem sie sich sonst befanden, durch 1,5- bis 6 volumprozentige Äthylalkohollösung in ebensolchem Wasser ersetzt und diese Lösung, wenn nötig, gewechselt. Eine gewisse Schwierigkeit liegt darin, daß durch sehr lange Zeit hindurch narkotisiert werden muß, damit zwischen den Prüfreizen Erholungspausen von etwa 15 Minuten eingeschaltet werden können. Um nach der Narkose wieder normale Verhältnisse zu erhalten, wurde dann öfter Wasser gewechselt und eine lange Erholungszeit, mitunter von 12 Stunden, eingeschaltet. Die Empfindlichkeit der einzelnen Zellen gegenüber dem Alkohol war sehr verschieden, wie auch die folgende Zusammenstellung zeigt.

Datum	Vol.-% Alkohol zur Narkose	Refraktärstadium			Anstiegszeit			Potential			Aktionsstrom			Temperatur
		vor	während	nach	vor	während	nach	vor	während	nach	vor	während	nach	
		der Narkose in Sekunden			der Narkose in Sek.			der Narkose M. V.			der Narkose M. V.			°C
23. III. 1931	3	10—15	60—90	15—16	1,5	0,8	1,5	138	119	175	151	56	158	18
25. III. 1931	3	7—10	60—90	10—11	1,3	0,8	1,2	138	106	169	150	44	172	19
27. III. 1931	2	—10	30—40	—15	1,4	—	1,4	122	100	131	125	50	103	17
30. III. 1931	2	5—10	40—60	15—30	1,3	0,7	1,3	122	97	122	122	50	102	16
31. III. 1931	2	5— 7	60—60	10—15	1,4	1,1	1,4	138	112	166	158	66	168	17
	1	10—15	7—10	—10	1,4	1,8	2,0	166	168	171	168	155	178	
1. IV. 1931	1,5	7—10	—10		1,3	1,1		128	148		141	116		17
	1,8		— 4,5			0,9			132			97		
3. IV. 1931	2	5— 7	5— 7		1,1	0,8		134	155		139	110		18
	3		—15			0,6			158			97		
	4		— 4			0,7			116			61		
	6		30—			1,3			95			52		
	Nachwirk.		40—90	7—10		1,3	1,4		103	168		68	152	
13. XI. 1931	4	7—10	20—30	— 8	1,0	0,8	0,9	127	109	136	136	77	145	17
1. XII. 1931	4	7—10	—10	5— 8	1,2	0,6	1,2	140	155	158	138	100	130	15
	< 6	5— 8	30—45	7—10	1,2	0,7	1,0	158	86	141	130	54	143	

Die narkotischen Alkoholkonzentrationen verlängern das absolute Refraktärstadium beträchtlich. Die Versuche vom 1. und 3. IV. machen für geringere als die an diesen Zellen narkotischen Konzentrationen

eine Verkürzung des absoluten Refraktärstadiums und eine Exzitationswirkung wahrscheinlich, denn im Versuch vom 3. IV. wurde bei 4 % Alkohol ein starker Reiz durch mehrere, rasch aufeinanderfolgende Aktionsströme beantwortet. In dem Versuch vom 1. XII. hat 6 % Alkohol selbst einen Erregungsvorgang ausgelöst; wegen der zu starken Wirkung wurde etwas mit Wasser verdünnt. Nach zwei Minuten war das absolute Refraktärstadium noch nicht verlängert, Exzitationsstadium?, erst nachher stellte sich eine beträchtliche, aus obiger Zusammenstellung ersichtliche Verlängerung ein. Auch in der ersten Zeit nach der Narkose ist das absolute Refraktärstadium noch verlängert, und zwar noch, wenn

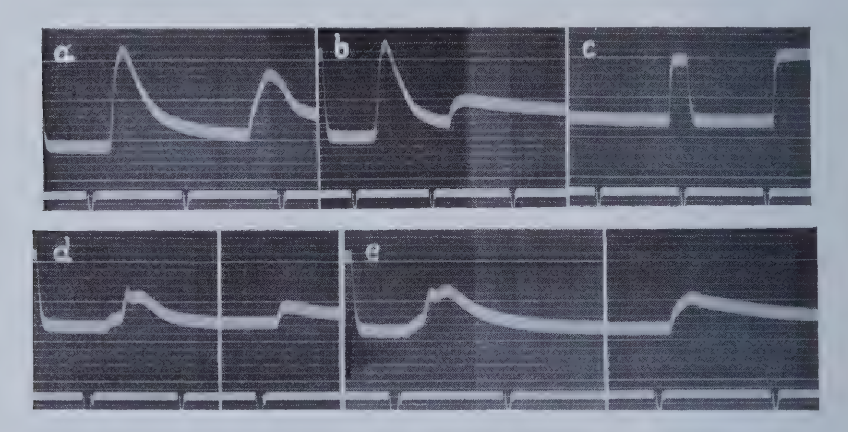


Fig. 7. 23. III. 31. Von einer Internodialzelle ist die Spannung durch eine um 9^h eingestochene 0,1 n KCl-Elektrode registriert. Als Reize wurden der Zelle Öffnungsinduktionsschläge durch 1,1 cm von jener entfernte, von außen anliegende Platinelektroden zugeführt. Zu Beginn von b, d und e Nullstellung des Elektrometers. a 10^h35. Erster Reiz, Reizstärke 1,5, nach 15 sek Reizstärke 5,0, wirksam. b 11^h02, Reizstärke 1,0, nach 10 sek Reizstärke 5,0, unwirksam. c Einige Sekunden nach b, Eichung + 0,1 Volt, zu Ende Nullstellung des Elektrometers. Um 11^h16 wurde das Wasser durch 3 % Alkohol ersetzt, der um 11^h25 gewechselt wurde. d 11^h35. Reizstärke 1,5, nach 60 sek Reizstärke 5,0, unwirksam. e 12^h17. Reizstärke 1,2, nach 90 sek Reizstärke 5,0, wirksam. Zeitmarken 10 Sekunden. 18° C.

die Aktionsströme wieder ungefähr ihr normales Ausmaß angenommen haben. Diese Verlängerung ist jetzt sogar in gewisser Beziehung besser zu erkennen, da sich die Aktionsströme während der Narkose im relativen Refraktärstadium vom Latenzvorgang nur schlecht absetzen.

Die Anstiegszeit des Aktionsstroms wird schon durch Alkoholkonzentrationen verkürzt, die das absolute Refraktärstadium unverändert

lassen oder verkürzen. Nach der Narkose, wenn das absolute Refraktärstadium noch verlängert ist, ist die Anstiegszeit schon wieder verlängert, sogar eher über die Norm. In vielen der im Frühjahr angestellten Versuche ist der Aktionsstrom in der Narkose noch sehr auffällig dahin verändert, daß er zweigipfelig ist, mit einem ersten steilen Teil, der die verkürzte Anstiegszeit enthält, und einem folgenden langsamer ablaufenden. Ein Beispiel ist in Fig. 7 wiedergegeben, an dem auch die Verlängerung des Refraktärstadiums in der Narkose zu erkennen ist. In einzelnen dieser Versuche habe ich auch schon vor der Narkose, insbesondere im relativen Refraktärstadium, eine Zweigipfeligkeit des Aktionsstroms, allerdings nur in sehr geringer Ausbildung, gefunden. Die Erscheinung wurde schon von Blinks, Harris und Osterhout (4) beschrieben. Beide Teile eines solchen Aktionsstroms müssen durch Vorgänge an der Grenzfläche zwischen Protoplasma und Außenmedium bedingt sein, da sich während der Erregung das positive Potential des Zellsaftes gegenüber dem des Protoplasmas nicht verändert, was daraus hervorgeht, daß die Aktionsströme bei Ableitung aus dem Zellsaft und bei Ableitung aus dem Protoplasma gleich sind (28, S. 183, Fig. 2).

Das Plasmalemmapotential wird, wie die obige Zusammenstellung zeigt, durch geringe Alkoholkonzentrationen, die schon eine Verkürzung der Anstiegszeit des Aktionsstroms bedingen, sogar etwas erhöht. Im Exzitationsstadium scheint es aber schon herabgesetzt zu sein und noch stärker herabgesetzt ist es in der Narkose. Der Aktionsstrom wird durch alle von mir angewandten Alkoholkonzentrationen reduziert, und zwar sowohl gegenüber seinem Ausmaß im Normalzustand, als auch relativ zum jeweiligen Plasmalemmapotential. Die Wirkung der narkotischen Konzentrationen auf den Aktionsstrom ist besonders stark.

Erregungsvorgang, Strömungsstillstand und Viskosität

Es scheint vielfach die Ansicht verbreitet, daß die Stillstandsreaktionen der Characeen mit der Reizstärke zunehmen. Demgegenüber hat schon Lauterbach (16, S. 19f.) für mechanische Reize gezeigt, daß der typische Strömungsstillstand von der Reizstärke weitgehend unabhängig ist. Zu ganz derselben Auffassung bezüglich der verschiedensten Reize haben mich meine Beobachtungen geführt. Allerdings bedingen Reize, welche etwas zu schwach sind, um einen Erregungsvorgang und Aktionsstrom auszulösen, oft eine merkliche Strömungsverlangsamung, vielleicht mitunter einen kurz dauernden, eben wahrnehmbaren Still-

stand. Das Bild ändert sich aber vollkommen, wenn die Reizstärke den Schwellenwert überschreitet und ein Aktionsstrom ausgelöst wird; es tritt dann ein langer Strömungsstillstand ein, der je nach dem Zustand der Zelle, aber unabhängig von der Reizstärke, 1—5, meist 1,5—3 Minuten dauert und dem eine Zeit langsam zunehmender Strömungsgeschwindigkeit folgt, so daß erst nach etwa 15 Minuten die ursprünglichen Verhältnisse wieder erreicht werden. Im allgemeinen unterscheiden sich in bezug auf die Erregungsauslösung unterschwellige und überschwellige Reize in ihrer Wirkung auf die Strömung — nur Verlangsamung oder langer Stillstand — ebenso deutlich wie in ihrer Wirkung auf das Plasmalemmapotential — nur Latenzvorgang oder noch Aktionsstrom. Mitunter kann allerdings eine Strömungsverlangsamung so in einen länger dauernden Stillstand übergehen, daß man unsicher sein kann, ob es sich nur um eine Zellschädigung oder außerdem noch um einen Erregungsvorgang handelt; dies trifft z. B. für die elektrische Längsdurchströmung kurzer Internodialzellen zu; weil hierbei der Stromaustritt vorwiegend in die Nachbarzellen und kaum in das umgebende Wasser erfolgt, ist die Reizwirkung gering und die Schädigung überwiegt, besonders bei langdauernder Durchströmung. Es mag auch bei manchen anderen Characeen der Unterschied zwischen Strömungsverlangsamung und typischem Stillstand weniger deutlich sein, wenn letzterer kürzer dauert oder wenn die schädigenden Wirkungen der Reize gegenüber der Erregungsauslösung mehr in den Vordergrund treten.

An sieben Internodialzellen habe ich in zahlreichen Versuchen den mikroskopisch beobachteten Beginn des Strömungsstillstandes durch eine mit der Hand auslösbare mechanische Einrichtung unter dem Aktionsstrom registriert. Die Zeitdifferenz, die noch die Reaktionszeit des Beobachters enthält, ergab sich zu 0,9 bis 2,1 sek. Die Fälle, in denen sich zwischen Reiz und Aktionsstrom ein längerer Latenzvorgang, von etwa einer Sekunde einschiebt, zeigen, daß der Stillstand eine bestimmte Zeit nach dem Aktionsstrom, nicht nach dem Reiz eintritt. Die an einer Zelle gemessenen Zeiten variieren mitunter nur um 0,2 sek. Oft sind sie von der Reizstärke unabhängig, manchmal nehmen sie mit zunehmender Reizstärke bis um 0,6 sek ab. In unmittelbarer Nähe der Reizelektroden folgt der Stillstand dem Aktionsstrom im Mittel um 0,2 sek früher als an der 1—2 cm entfernten Ableitungsstelle. Bei starken Reizen und in der Nähe der Reizelektroden dürfte die Zeit der Strömungsverlangsamung vor dem Stillstand dadurch abgekürzt sein, daß sich zum Erregungsvorgang noch eine stärkere Schädigung durch den Reizstrom hinzugesellt.

Auger (1a) hat bei seiner *Nitella* die Strömung 5—10 Minuten nach einem wirksamen Reiz wieder von normaler Geschwindigkeit gefunden. In der Zeit verminderter Strömungsgeschwindigkeit waren Aktionsstrom und Stillstandsreaktion so verändert, daß man die Strömungsverlangsamung vor dem Stillstand gut beobachten konnte.

Heilbrunn (11) subsumiert den Erregungsvorgang seinem „Zustand der Protoplasmaaktivität", der durch eine spezifische, die Viskosität erhöhende Reaktion bedingt sein soll. Von den Literaturangaben, mit denen er eine Viskositätszunahme nach elektrischen Reizen belegt, beweist allerdings keine einen Zusammenhang derselben mit dem Erregungsvorgang. So wird nach Chifflot und Gautier (7) die Brownsche Molekularbewegung bei *Cosmarium* erst nach sehr langer Einwirkung von Induktionsströmen sistiert und dann im Protoplasma nur wenig früher als in den Vakuolen und die ganze Darstellung macht nicht den Eindruck als ob man an die Auslösung von Erregungsvorgängen zu denken hätte. Ob die an Amöben von Bayliss (3) durch Induktionsströme bewirkte Sistierung der Molekularbewegung mit sonstigen Reaktionen in fester Beziehung steht, ist aus seinen Angaben nicht ersichtlich. Die Untersuchungen von Mast (17) legen aber den Gedanken nahe, daß der elektrische Strom an Amöben Viskositätsänderungen bedingt, unabhängig von bzw. vor der Auslösung von Erregungsvorgängen. Brücke (5) beschreibt die durch Induktionsströme bedingte Sistierung der Molekularbewegung in den Leukozyten des Speichels als irreversibel. Die von Heilbrunn zitierten Beobachtungen von Kühne (14) an Staubfadenhaaren von *Tradescantia* beziehen sich großenteils auf offenbar schädigende Stromwirkungen; oft scheint es mir zweifelhafz, ob Kühne die Molekularbewegung oder die Strömung beobachtet hat, sicher hat er mitunter nach Reizen Strömungsstillstände gesehen. Ich habe Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* im Hell- und im Dunkelfeld beobachtet und mit einzelnen Induktionsströmen gereizt. Nach genügend starken Reizen traten vorübergehende Strömungsstillstände auf, während denen die Molekularbewegung nicht merklich verändert war. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß der Strömungsstillstand hier Begleiterscheinung des Erregungsvorgangs ist. Die von Bayliss (3) angegebene Sistierung der Molekularbewegung kann erst bei viel stärkeren oder länger dauernden Reizen eintreten.

Auch an *Nitella*-Internodialzellen habe ich während des Strömungsstillstandes, und zwar gleich zu Beginn desselben, Molekularbewegung an den vorher strömenden Körnchen des Protoplasmas beobachtet. Viskositätsmessungen habe ich, nach der zuerst von Perrin (21) angegebenen Methode, durch Verzeichnung der Molekularbewegung im Indifferenzstreifen der Strömung ausgeführt. Mit einer Zeißschen Wasserimmersion 70 (num. Ap. 1,25), einem 25fachen Kompensationsokular und einem Zeichenapparat habe ich, bei einer Vergrößerung, bei der 1 μ am Objekt etwa 3 mm auf der Zeichenfläche entsprach, entweder alle 30 Sekunden das beobachtete Teilchen mit den umgebenden Chlorophyllkörnern gezeichnet oder in eine Zeichnung zwei um 25 Sekunden auseinander liegende Positionen des Teilchens eingetragen und in 5 Sekunden eine neue Zeichenfläche unter den Spiegel des Zeichenapparates

gebracht. Die Zeit wurde an einer, durch den Spiegel des Zeichenapparates gesehenen, Stoppuhr abgelesen. Bezeichnet R die absolute Gaskonstante, N die Loschmidtsche Zahl, T die absolute Temperatur, t die Zeit zwischen zwei gezeichneten Lagen eines Teilchens in Sekunden, $\overline{h^2}$ das mittlere Quadrat der Projektionen der Teilchenverschiebungen auf die Horizontalebene, welche an den Zeichnungen direkt meßbar sind, d den Teilchendurchmesser, so gilt für die Viskosität η:

$$\eta = \frac{R}{N} T \cdot \frac{t}{\overline{h^2}} \cdot \frac{4}{3\pi d} = 0{,}58 \cdot \frac{tT}{\overline{h^2}d} \cdot 10^{-16}.$$

Ist hierbei $\overline{h^2}$ aus n-Messungen von h bestimmt, so ist der mittlere Fehler von η der nur aus der Natur der Brownschen Bewegung, nicht aus Ungenauigkeiten der Messung, insbesondere des Teilchendurchmessers, theoretisch folgt $\sqrt{\frac{1}{n}}$, der wahrscheinliche Fehler, den ich im folgenden immer angebe $0{,}6745 \cdot\cdot \sqrt{\frac{1}{n}}$.

Gegenüber der von Fürth (10) angegebenen und von Pekarek (20) erstmalig für biologische Objekte verwendeten Methode mittlerer, doppelseitiger Erstpassagezeiten, hat die von mir angewandte des mittleren Verschiebungsquadrates den Vorteil, daß sie noch bei geringerer Beweglichkeit der Teilchen anwendbar ist und daß man durch sie leichter Viskositätswerte für bestimmte Zeitintervalle nach einem Reiz erhält.

Von den Teilchen, die recht gleichartig aussahen und Durchmesser von $^1/_3$ bis 1 μ hatten, lagen sehr viele unbeweglich fest, offenbar an der Zellgrenzfläche oder an Chlorophyllkörnern adsorbiert. Viele zeigten eine mäßige Bewegung; ich komme auf diese noch zurück. Nur einzelne, die ich in Blattzellen nie lang genug verfolgen konnte, an denen ich aber meine Messungen in den Internodialzellen ausgeführt habe, zeigten wesentlich ausgiebigere Bewegungen. Ich hatte den Eindruck, daß hie und da ein Körnchen sein Verhalten wechselte und von einer der genannten Gruppen in eine andere überging.

Die folgende Zusammenstellung enthält die Viskosität des Protoplasmas der Internodialzellen, berechnet aus Positionszeichnungen der stark beweglichen Teilchen, wobei die in den 3 ersten Minuten nach einem Reiz angefertigten 6 Zeichnungen nicht berücksichtigt sind. Als Fehlerquellen dürften in Betracht kommen, daß die freie Beweglichkeit der Teilchen durch die den Indifferenzstreifen begrenzenden Chlorophyllkörner und die Wandnähe in allerdings nur geringem Grad behindert war

und daß andererseits von der Strömung in den Indifferenzstreifen hineinreichende Wirbel eine etwas höhere Beweglichkeit vorgetäuscht haben mögen. Jede Nummer bezieht sich auf ein Teilchen, nur dem Wert 9 liegen Messungen an verschiedenen Teilchen einer Zelle zugrunde. Die Werte 8—10 stammen von jungen Internodialzellen. Ob die besonders hohen Viskositätswerte 8 und 9 auf der etwas höheren Temperatur beruhen, nach Romijn (22) hat das *Nitella*-Protoplasma bei 20 bis 22° C ein Viskositätsmaximum, läßt sich durch meine Messungen noch nicht entscheiden. Bei der Berechnung des Mittelwertes der Viskosität wurde jedem Einzelwert ein Gewicht proportional der Zahl der für ihn verwerteten Messungen, n, gegeben, da sich auch bei n = 18 durch die Unregelmäßigkeit der Molekularbewegung noch ein mittlerer Fehler von 24 % ergibt, während die Angaben über die etwa 0,7 μ betragenden Teilchendurchmesser nur mit solchen um 10 % behaftet sein dürften. Der so für die Protoplasmaviskosität der *Nitella*-Internodialzellen gefundene Wert von 0,084, d. i. etwa die 8fache Viskosität des Wassers, stimmt recht gut mit dem überein, den Pekarek (20) vor kurzem für das hyaline Protoplasma der *Chara*-Rhizoiden angegeben hat.

Datum	Nr. der Teilchen	η	n	Wahrsch. Fehler		Temperatur °C
				empir.	theoret.	
8. V. 1931	1	0,057	18	0,011	0,009	17
8. V. 1931	2	0,082	18	0,011	0,013	17
8. V. 1931	3	0,075	12	0,012	0,015	17
10. V. 1931	4	0,036	5	0,008	0,011	17
10. V. 1931	5	0,134	7	0,041	0,034	17
10. V. 1931	6	0,034	6	0,008	0,009	17
10. V. 1931	7	0,037	4	0,014	0,012	17
20. V. 1931	8	0,209	5	0,051	0,063	20
20. V. 1931	9	0,151	6	0,041	0,042	20
21. V. 1931	10	0,073	5	0,011	0,022	18,5
		0,084 ± 0,010				

Aus den Zeichnungen der Teilchenverschiebungen in den ersten 3 Minuten nach einem, einen Stillstand bedingenden Öffnungsinduktionsschlag habe ich die Quadrate der Verschiebungen berechnet und durch das mittlere Verschiebungsquadrat aus den sonstigen Messungen des Versuches dividiert. In der folgenden Zusammenstellung stimmen die Nummern mit denen der vorigen überein. Die Mittelwerte sind reziprok

der relativen Viskosität, bezogen auf die normale Protoplasmaviskosität gleich 1, in der ersten bis sechsten halben Minute nach einem wirksamen Reiz. Bei ihrer Berechnung wurden den Einzelwerten Gewichte proportional $\frac{n}{1+n}$ beigelegt. Bei Nummer 1—3 war die Beobachtungsstelle außerhalb der Reizelektroden, bei 8 wurde die ganze Zelle vom Reizstrom durchflossen, da es sich um eine kurze, noch junge Zelle handelte.

Nr. der Teilchen	$\frac{h^2}{\overline{h^2}}$ für die 6 ersten halben Minuten nach einem wirksamen Reiz					
1	0,56	1,97	0,79	0,17	1,60	0,02
1	1,06	1,48	0,26	1,06	0,39	0,16
2	0,18	0,41	0,42	0,39	0,19	0,10
3	1,30	—	0,89	0,79	0,74	0,89
8	1,98	1,66	2,45	4,05	—	—
Mittelwert	0,99	1,37	0,93	1,23	0,73	0,29
Wahrsch. Fehler, empir.	$\pm$ 0,21	0,23	0,25	0,46	0,21	0,13
„ „ , theor.	$\pm$ 0,30	0,46	0,28	0,37	0,25	0,10

Ich komme nun zur Besprechung meiner Messungen an weniger beweglichen Teilchen, die nur deswegen an Blattzellen ausgeführt worden sind, weil diese leichter bei starker Vergrößerung zu beobachten sind. Aus 10 Versuchen, bei etwa 17° C, von denen jeder viele Einzelmessungen enthält, ergab sich die Viskosität zu 1,68 $\pm$ 0,29 mit 0,69 und 4,56 als Extremwerten. Es geht hieraus hervor, daß diese Teilchen entweder in einer äußeren Protoplasmaschicht mit sehr hoher Viskosität liegen, die manche Autoren anzunehmen geneigt sind, oder daß sie mit einem Teil ihrer Oberfläche am Plasmalemma oder an Chlorophyllkörnern angeklebt sind und so vielfach nur um eine Mittellage pendeln und vielleicht manchmal ein Stück weit rollen. Ähnliche Umstände mögen dafür verantwortlich sein, daß Baas Becking, v. d. Sande Bakhuyzen und Hotelling (2) glauben im Protoplasma von *Spirogyra* sehr verschiedene Viskositäten gemessen zu haben. Wahrscheinlich geht bei *Spirogyra* ein einzelnes Teilchen öfter aus einem Beweglichkeitszustand in den anderen über, und wahrscheinlich gibt es bei ihr auch keinen so scharfen Unterschied zwischen schwach und stark beweglichen Teilchen, wie bei *Nitella*. Ich gebe jetzt für die erste bis sechste halbe Minute nach einem wirksamen Reiz die Mittelwerte von $\frac{h^2}{\overline{h^2}}$, d. h. die Mittelwerte der relativen Verschie-

bungsquadrate der wenig beweglichen Teilchen mit den empirischen und den theoretischen wahrscheinlichen Fehlern und, in Klammern, die Zahl der zugrunde liegenden Einzelbestimmungen an: *0,91* ± 0,19, 0,13 (24); *0,76* ± 0,20, 0,10 (24); *0,87* ± 0,14, 0,12 (24); *1,85* ± 0,46, 0,27 (21); *1,44* ± 0,26, 0,22 (20); *2,42* ± 0,78, 0,41 (16). Die ersten drei Werte liegen etwas unter 1, würden also auf eine geringe Viskositätszunahme in den ersten $1^1/_2$ Minuten nach dem Reiz schließen lassen; möglicherweise handelt es sich aber nur darum, daß die Wirbel, die während der Strömung manchmal in den Indifferenzstreifen übergreifen, während des Stillstandes nicht vorhanden sind. Die drei letzten Werte sind auffallend größer als 1. Wenn es sich hierbei nicht um Zufall handelt, was wenig wahrscheinlich ist, so wäre daran zu denken, daß zu dieser Zeit, $1^1/_2$ bis 3 Minuten nach dem Reiz, die Glitschbewegungen und dann die Strömung beginnen, so daß es möglich wäre, daß diese und die erhöhte Beweglichkeit dieser Teilchen durch denselben Faktor bedingt werden.

Nach dem Mitgeteilten halte ich es für sicher, daß der Strömungsstillstand bei *Nitella* nicht durch eine Viskositätszunahme bedingt ist; nach der sehr verminderten Geschwindigkeit mit welcher die Strömung wieder beginnt, kann man sich ja ein Bild davon machen, wie groß eine solche Viskositätszunahme sein müßte. Für nicht mit Erregungsvorgängen verbundene Strömungsverlangsamungen bleibt diese Erklärungsmöglichkeit bestehen und stark schädigende Eingriffe scheinen ja tatsächlich die Viskosität des Protoplasmas oft stark zu erhöhen. Andererseits bewirken wenig unterschwellige Reize nicht nur eine Strömungsverlangsamung, sondern auch einen Rückgang des Plasmalemmapotentials und auch eine starke elektrische Durchströmung mit einer in das Protoplasma eingestochenen Kathode, die nur schädigt, nicht erregt, während welcher das Plasmalemmapotential durch Polarisation erhöht ist, hinterläßt, auch wenn keine Öffnungserregung folgt, ein herabgesetztes Plasmalemmapotential, das mit der Strömungsverlangsamung oder -sistierung in Zusammenhang stehen könnte.

Reduktions-Oxydationspotential und Erregung

Um das Redoxpotential des *Nitella*-Protoplasmas zu messen, habe ich in eine Internodialzelle eine Platin- und eine 0,1 n KCl-Elektrode eingestochen. Die eingestochene KCl-Elektrode wurde geerdet; mit einem Elektrometer wurde das Potential der Platinelektrode gegen diese gemessen, mit einem zweiten das einer in das umgebende Wasser tauchenden 0,1 n KCl-Elektrode gegen die eingestochene. Da die Erdung

durch den hohen Widerstand der eingestochenen 0,1 n KCl-Elektrode erfolgte und die Platinelektrode schon wegen ihrer geringen freien Platinfläche influenzempfindlich war, war die ganze Anordnung gegen Störungen durch Influenz sehr empfindlich. Das Potential einer 0,1 n KCl-AgCl-Ag-Elektrode gegen eine gesättigte Kalomelelektrode ergab sich zu + 45 Millivolt. Diese hat gegenüber der normal Wasserstoffelektrode + 250 und somit die 0,1 n KCl-Elektrode + 295 Millivolt. Zur Kontrolle habe ich das Potential meiner Platinelektrode gegen eine 0,1 n KCl-Elektrode in $\frac{n}{20}$ $K_4Fe(CN)_6$ + $\frac{n}{20}$ $K_3Fe(CN)_6$ bestimmt und zu + 147 Millivolt gefunden. Da nach Michaelis (18, S. 41) das Potential einer Platinelektrode in dieser Lösung gegen eine normal Wasserstoffelektrode + 442 Millivolt beträgt, ergibt sich das Potential der 0,1 n KCl-AgCl-Ag-Elektrode gegenüber der normal Wasserstoffelektrode wieder zu + 295 Millivolt. Hieraus und aus dem Potential der eingestochenen Platinelektrode von — 15 bis + 25 Millivolt gegenüber der eingestochenen KCl-Elektrode ergibt sich das E_h des *Nitella*-Protoplasmas zu + 280 bis + 320 Millivolt.

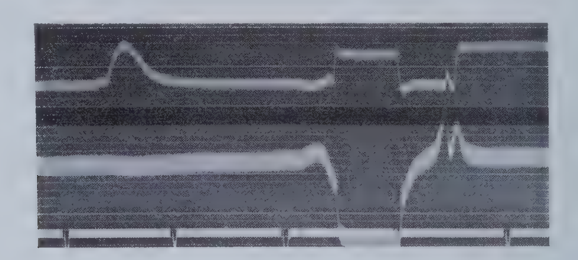


Fig. 8. 29. IV. 31. In eine Internodialzelle wurde um 8^h45 eine Platin- und eine 0,1 n KCl-Elektrode eingestochen. Unten registriert: eingestochene Platin- gegen eingestochene KCl-Elektrode, positiver Ausschlag nach oben; oben registriert: in Wasser tauchende KCl- gegen eingestochene KCl-Elektrode, negativer Ausschlag nach oben (also so wie in den anderen Fig., wo die eingestochene KCl-Elektrode gegen die in Wasser registriert wurde, aber mit positivem Ausschlag nach oben). 12^h30. Durch außen, 1,5 cm weit von den Einstichstellen anliegende Platinelektroden wurde durch einen Öffnungsinduktionsschlag, Reizstärke 1,5, ein Erregungsvorgang ausgelöst; dann Eichung — 0,1 Volt; kleine Ausschläge durch die Influenzempfindlichkeit der Anordnung; Nullstellung beider Elektrometer. Zeitmarken 10 Sekunden. 16° C.

Während der Erregungsvorgänge, die ich durch Öffnungsinduktionsschläge ausgelöst habe, ergab sich keine sichere Veränderung des Redoxpotentials. Eine Aufnahme ist in Fig. 8 wiedergegeben. Das andeutungsweise Negativwerden der Platinelektrode während der Dauer des Aktions-

stroms, das auch sonst in der Regel zu erkennen ist, kann auch ohne Veränderung des Redoxpotentials zustande kommen, wenn die Platinelektrode weniger gut gegen das Außenmedium abgedichtet ist als die eingestochene KCl-Elektrode; dies ist sogar wahrscheinlich, weil die Platinelektrode bei ihrem Einstich ein größeres Loch in das Plasmalemma reißt. Eine Abkapselung einer der eingestochenen Elektroden durch neu gebildetes Plasmalemma, die mitunter nach längerer Zeit eintritt, erkennt man daran, daß Aktionsströme bei Ableitung von beiden eingestochenen Elektroden eintreten, denn eine abgekapselte Elektrode verhält sich bezüglich der Ableitung von Aktionsströmen wie eine außerhalb der Zelle befindliche. Welche Elektrode abgekapselt ist, erkennt man am Sinn des Ausschlages, den der Aktionsstrom bedingt und daran, daß bei Abkapselung der eingestochenen KCl-Elektrode von der nicht eingestochenen gegen sie keine Aktionsströme mehr abzuleiten sind.

Erregung bei verändertem Plasmalemmapotential

Die Versuche, über die ich hier berichten will, habe ich zunächst angestellt um Aufschluß über den Plasmalemmawiderstand und sein Verhalten während der Erregung zu gewinnen. Erst ihre Auswertung zeigte, daß es richtiger ist nur von Potentialänderungen und nicht auch von Widerstandsänderungen während der Erregung zu sprechen.

Es wurden zwei Elektroden in eine Internodialzelle eingestochen, eine 0,1 n KCl-Elektrode, deren Spannung registriert wurde, und eine Platinelektrode, mit der ein Strom durch die Zelle geleitet wurde. Die Stromstärke wurde gemessen, indem die Spannung an einem der Elektrode vorgeschalteten Widerstand von 100000 Ohm registriert wurde. Von der Verwendung von 0,1 n KCl-Elektroden zur Stromzuleitung ins Protoplasma habe ich abgesehen, da eine solche Elektrode einen Widerstand von etwa 2000000 Ohm hatte. Der durch die Zelle fließende Strom sollte in der geerdeten, in das Wasser tauchenden Elektrode, durch welche er ja auch floß, keinen merklichen Spannungsabfall bedingen, um die Spannungsmessung nicht zu stören. Ich habe daher für diese Versuche die geerdete Elektrode sehr kurz und bis zur Öffnung mit einem inneren Durchmesser von 0,25 cm hergestellt. Um ein Ausfließen zu vermeiden wurde hier der 0,1 n KCl-Lösung 2 % Agar zugesetzt. Die Elektrode wurde während der Messung nahe der Zelle ins Wasser getaucht.

Bei der Stromdurchleitung entwickelt sich natürlich an der Platinelektrode eine Polarisationsspannung, die, wenn die eingestochene Platin-

elektrode Anode ist, nicht nur hoch ist, sondern auch während der Durchströmung lange weiter zunimmt. Da bei diesem Durchströmungssinn schon ein sehr schwacher Prüfstrom bei seiner Schließung einen Erregungsvorgang auslöst, muß man mit der Auslösung eines weiteren Erregungsvorgangs, dessen Einfluß auf Stromstärke und Plasmalemmapotential untersucht werden könnte, längere Zeit warten und dann ist eben die Stromstärke durch die Polarisation am Platin schon sehr stark reduziert. Ich habe deshalb mit dieser Anordnung nur wenige Versuche ausgeführt. Günstiger liegen die Verhältnisse, wenn die eingestochene Platinelektrode Kathode des Prüfstroms ist. Die Polarisation ist zwar auch in diesem Fall stark, so daß angelegte Spannungen unter 0,8 Volt keinen merklichen Strom bedingen und auch bei weiterer stufenweiser Steigerung der Spannung ist die Zunahme der Stromstärke der Spannungssteigerung nicht proportional. Aber die Stromstärke bleibt meist genügend lange annähernd konstant, so daß die Wirkung eines Erregungsvorgangs gut untersucht werden kann.

In diesen Versuchen erhöht der Prüfstrom durch Polarisation das Plasmalemmapotential und die Abnahme des Plasmalemmapotentials während der Erregung erhöht die den Prüfstrom unterhaltende Spannung. In allen Versuchen dieser Art zeigte sich während des Erregungsvorgangs eine Zunahme der Stromstärke, die in ihrem zeitlichen Verlauf genau dem Aktionsstrom entsprach. Wenn es sich hierbei um eine Permeabilitätszunahme und Widerstandsabnahme des Plasmalemmas handeln würde, wie man noch vor kurzem gern annahm, so müßte, zusätzlich zu dem auch ohne Durchströmung auftretenden Aktionsstrom, noch ein gewisser Bruchteil der Polarisation am Plasmalemma verschwinden. Die Versuche zeigen das Gegenteil. In den Fällen, in denen schon der normale Aktionsstrom nur einen Teil des Plasmalemmapotentials rückgängig machte, konnte ich ihn auch durch die Durchströmung nicht vergrößern. Fig. 9 gibt ein Beispiel solcher, von der Polarisation am Plasmalemma unabhängiger Aktionsströme. An Zellen, an denen zunächst andere Verhältnisse vorliegen, läßt sich dieser Zustand, soweit ich gesehen habe, immer durch eine richtig dosierte Narkose herstellen, wie Fig. 10 zeigt. Diese, gewissen Zuständen der Zelle eigene Unabhängigkeit des Aktionsstroms in seinem Ausmaß vom experimentell bedingten, zusätzlichen Polarisationspotential des Plasmalemmas legt die Annahme nahe, daß der Erregungsvorgang nur mit einer Potentialänderung verbunden sei und daß die Zunahme des Prüfstroms nur auf dieser beruhe. Um zu prüfen, ob Spannungsänderungen, wie sie der Aktionsstrom bedingt, Stromstärkenänderungen

hervorrufen, wie sie während der Erregung registriert wurden, habe ich drei Versuche ausgeführt, bei denen die Spannung an der eingestochenen Platinelektrode innerhalb des Bereiches von 0,8 bis 1,5 Volt in Stufen von 0,1 Volt gesteigert und bei jeder solchen Spannung ein Erregungsvorgang verzeichnet wurde. Einer dieser Versuche ist in Fig. 11 wiedergegeben. Aus dem Vergleich der in aufeinanderfolgenden Aufnahmen unten registrierten Kurven erkennt man die durch 0,1 Volt hervorgebrachte Stromstärkenzunahme, an der oben registrierten Kurve läßt sich die durch den Aktionsstrom bedingte Spannungsänderung am Plasmalemma ablesen. Die nach dieser zu erwartende Stromstärkenzunahme stimmt mit der tatsächlich registrierten soweit überein, als es bei der oft in undurch-

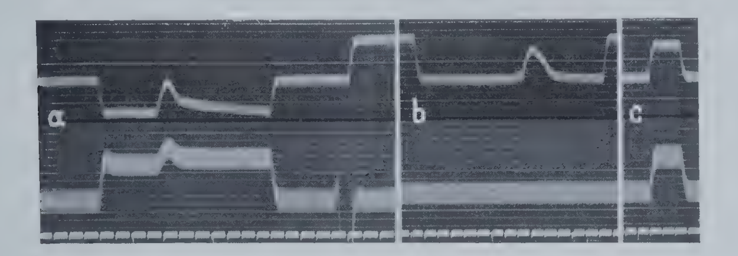


Fig. 9. 24. VI. 31. In eine Internodialzelle wurde um $15^{h}17$ eine 0,1 n KCl-Elektrode eingestochen, deren Spannung oben registriert ist, und eine Platinelektrode, die zur Durchströmung der Zelle als Kathode verwendet wurde; ihre Stromstärke ist unten registriert. a $15^{h}51$. Es wurden — 1,5 Volt an die eingestochene Platinelektrode angelegt, die Zelle durch außen anliegende Platinelektroden mit einem Öffnungsinduktionsschlag von Reizstärke 5,0 erregt, die Spannung von der eingestochenen Platinelektrode abgeschaltet und die Nullstellung beider Elektrometer verzeichnet. b $16^{h}12$. Zu Beginn und zu Ende Nullstellung der Elektrometer; keine Spannung an der eingestochenen Platinelektrode; Reizstärke 2,9. c Eichung mit + 0,1 Volt, entspricht unten 0,001 Milliampère; zugleich Koinzidenzmarke für beide Kurven. Zeitmarken Sekunden.

sichtiger Weise mit der Spannung zunehmenden Stromstärke und bei der nicht vollkommenen Reproduzierbarkeit der einzelnen Aufnahmen erwartet werden kann.

In den Fällen, in denen der Aktionsstrom durch eine das Plasmalemmapotential vergrößernde Polarisation vergrößert wird, verschwindet bei mäßiger Polarisation während der Erregung das Plasmalemmapotential einschließlich des polarisatorischen Zusatzes fast vollständig; Fig. 11a—d und h und 12. Bei weiterer Steigerung der Polarisation nimmt der Aktionsstrom dann nicht mehr zu; Fig. 11e—g. Auch Fig. 10a und c entsprechen

diesem Zustand. Auch in diesem Fall kann also der Erregungsvorgang nur einen Potentialrückgang von bestimmtem Ausmaß als Aktionsstrom

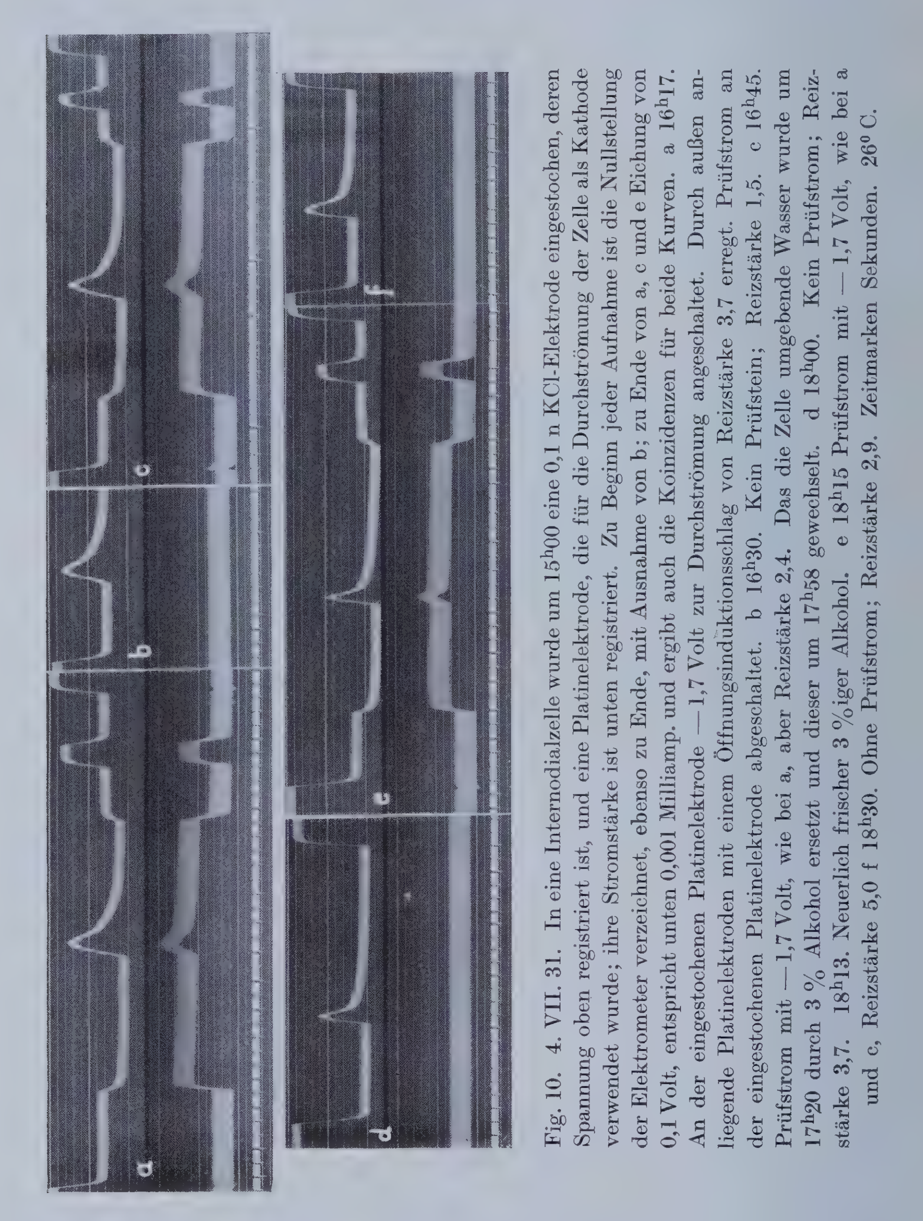


Fig. 10. 4. VII. 31. In eine Internodialzelle wurde um 15^h00 eine 0,1 n KCl-Elektrode eingestochen, deren Spannung oben registriert ist, und eine Platinelektrode, die für die Durchströmung der Zelle als Kathode verwendet wurde; ihre Stromstärke ist unten registriert. Zu Beginn jeder Aufnahme ist die Nullstellung der Elektrometer verzeichnet, ebenso zu Ende, mit Ausnahme von b; zu Ende von a, c und e Eichung von 0,1 Volt, entspricht unten 0,001 Milliamp. und ergibt auch die Koinzidenzen für beide Kurven. a 16^h17. An der eingestochenen Platinelektrode —1,7 Volt zur Durchströmung angeschaltet. Durch außen anliegende Platinelektroden mit einem Öffnungsinduktionsschlag von Reizstärke 3,7 erregt. Prüfstrom an der eingestochenen Platinelektrode abgeschaltet. b 16^h30. Kein Prüfstrom; Reizstärke 1,5. c 16^h45. Prüfstrom mit —1,7 Volt, wie bei a, aber Reizstärke 2,4. Das die Zelle umgebende Wasser wurde um 17^h20 durch 3 % Alkohol ersetzt und dieser um 17^h58 gewechselt. d 18^h00. Kein Prüfstrom; Reizstärke 3,7. 18^h13. Neuerlich frischer 3 %iger Alkohol. e 18^h15 Prüfstrom mit — 1,7 Volt, wie bei a und c, Reizstärke 5,0 f 18^h30. Ohne Prüfstrom; Reizstärke 2,9. Zeitmarken Sekunden. 26° C.

bedingen. Nur ist es jetzt größer als das normale Plasmalemmapotential und der Aktionsstrom daher zunächst durch dieses begrenzt, denn er ist

nie viel größer, als daß er das Plasmalemmapotential vorübergehend zum Verschwinden brächte. Er nimmt daher mit zunehmender Polari-

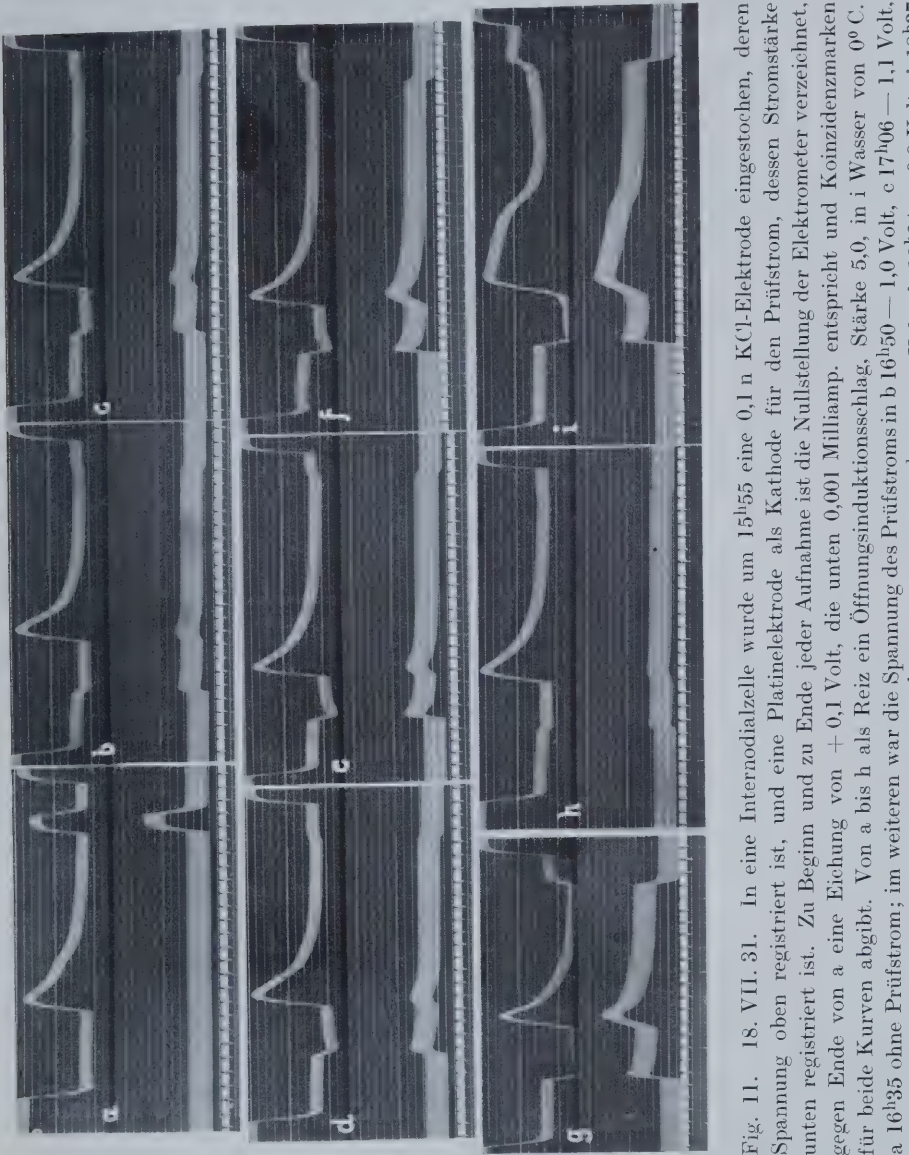


Fig. 11. 18. VII. 31. In eine Internodialzelle wurde um 15^h55 eine 0,1 n KCl-Elektrode eingestochen, deren Spannung oben registriert ist, und eine Platinelektrode als Kathode für den Prüfstrom, dessen Stromstärke unten registriert ist. Zu Beginn und zu Ende jeder Aufnahme ist die Nullstellung der Elektrometer verzeichnet, gegen Ende von a eine Eichung von + 0,1 Volt, die unten 0,001 Milliamp. entspricht und Koinzidenzmarken für beide Kurven abgibt. Von a bis h als Reiz ein Öffnungsinduktionsschlag, Stärke 5,0, in i Wasser von 0° C. a 16^h35 ohne Prüfstrom; im weiteren war die Spannung des Prüfstroms in b 16^h50 — 1,0 Volt, c 17^h06 — 1,1 Volt, d 17^h20 — 1,2 Volt, e 17^h34 — 1,3 Volt, f 17^h55 — 1,4 Volt, g 18^h10 — 1,5 Volt, h 18^h24 — 0,9 Volt, i 18^h37 — 1,5 Volt. Zeitmarken Sekunden. 24° C.

sation zu, bis er das gewisse, höchstmögliche Ausmaß erreicht hat, um von da an konstant zu bleiben.

Fig. 11i zeigt, daß auch Kältereize wie elektrische wirken. Freilich wirkt die Kälte nicht nur als Reiz, sondern dehnt auch den Aktionsstrom und verringert das Plasmalemmapotential. Fig. 12b zeigt, außer einem Aktionsstrom, der ein sehr stark erhöhtes Plasmalemmapotential noch fast vollständig rückgängig macht, auch einen beim Abschalten des Prüfstroms. Ströme, die das Plasmalemmapotential so stark erhöhen, lösen bei ihrer Unterbrechung meist eine Öffnungserregung aus. Fig. 12c zeigt einen Fall von umgekehrtem Durchströmungssinn, also mit der eingestochenen Platinelektrode als Anode. Trotz gleicher äußerer Spannung wie bei der vorigen Aufnahme, ist die Stromstärke nur sehr gering. Die Schließung des Prüfstroms löste den ersten Erregungsvorgang aus, der zweite wurde durch einen Öffnungsinduktionsschlag ausgelöst. Er bedingte eine Abnahme des Prüfstroms, eben kenntlich an der geringen Hebung der unten registrierten Kurve. Diese Abnahme der Stromstärke ist als Folge der Potentialänderung am Plasmalemma zu erwarten, eine Widerstandsabnahme in diesem müßte den umgekehrten Erfolg haben.

Fig. 12. 20. VI. 31. In eine Internodialzelle wurde um 8^h50 eine 0,1 n KCl-Elektrode eingestochen, deren Spannung oben registriert ist, und eine Platinelektrode für den Prüfstrom, dessen Stromstärke unten registriert ist. Zu Beginn jeder Aufnahme und zu Ende von b und c ist die Nullstellung der Elektrometer registriert. a 12^h14 ohne Prüfstrom, Reiz: Öffnungsinduktionsschlag durch von außen anliegende Platinelektroden, Stärke 2,4. b 12^h25. Prüfstrom mit —1,5 Volt, eingestochene Platinelektrode als Kathode; Reizstärke 10,5. Nach Abschalten des Prüfstroms eine Öffnungserregung, dann Eichung + 0,1 Volt, entspricht unten 0,001 Milliamp und gibt die Koinzidenzmarken für beide Kurven. c 14^h33. Prüfstrom mit + 1,5 Volt, eingestochene Platinelektrode als Anode. Die Schließung des Prüfstroms löst einen Erregungsvorgang aus, dann Öffnungsinduktionsschlag von Reizstärke 2,9. Der Erregungsvorgang bedingt jetzt keine Stromzunahme, sondern eine, wenn auch nur geringe Stromabnahme. Zeitmarken Sekunden. 24° C.

Nebenbei sei erwähnt, daß eine polarisatorische Erhöhung des Plasmalemmapotentials die Erregbarkeit vermindert; von —1,6 Volt äußerer Spannung an der Platinelektrode an, konnte ich Erregungsvorgänge meist nicht mehr auslösen.

Wenn man sich das in diesem Abschnitt Dargelegte vergegenwärtigt, erkennt man, daß es ungerechtfertigt ist, aus den in der Literatur mitgeteilten elektrischen Messungen auf eine Permeabilitätszunahme während der Erregung zu schließen, wie das vielfach geschah. In einem stromdurchflossenen Gewebe werden während der Erregung nicht etwa alle polarisatorischen Gegenspannungen auf einen gewissen Bruchteil herabgesetzt, sondern das Plasmalemmapotential wird überall dort um einen festen Betrag herabgesetzt, wo es größer als dieser war, und geht an allen anderen Stellen auf Null zurück. Das an der Kathodenseite durch die Polarisation herabgesetzte Plasmalemmapotential ist immer von einer gewissen Stärke des polarisierenden Stromes an, oft sogar bei jeder, geringer als die Potentialänderung durch die Erregung an der Anodenseite; damit ist dann auch die Potentialänderung bei der Erregung an der Kathodenseite geringer als an der Anodenseite. Durch diese veränderte Spannungsverteilung nimmt die Stromstärke des polarisierenden Stromes während der Erregung zu. Will man dieser, weil nicht über die Versuchsergebnisse hinausgehenden, etwas abstrakten Darstellungsweise ein der Anschauung mehr entgegenkommendes Bild zugrunde legen, so kann man das durch folgende Hypothese.

Das Plasmalemmapotential sei nahezu gleich dem Potential, das sich bei den bestehenden Ionenkonzentrationen im Protoplasma und im Außenmedium nur durch die selektive Kationenpermeabilität des Plasmalemmas (28) einstellen würde. Tatsächlich komme es, wenigstens teilweise, dadurch zustande, daß Molekeln, mit ihrem elektropositiven Teil nach außen, mit dem elektronegativen nach innen, orientiert in die Grenzfläche eingelagert sind. Der Erregungsvorgang bestehe in einer chemischen Reaktion dieser in der Grenzfläche orientierten Molekeln, der Aktionsstrom beruhe auf ihrer Umlagerung oder ihrem zeitweiligen Austritt aus der Grenzfläche. Wenn der Aktionsstrom das Plasmalemmapotential nicht bis auf Null reduziert, so sei der dauernd bestehen bleibende Rest nicht durch orientierte Molekeln, sondern nur durch die selektive Kationenpermeabilität des Plasmalemmas bedingt. Erhöht ein polarisierender Strom das Plasmalemmapotential, so kann diese Erhöhung, wenn im Protoplasma noch ein Vorrat orientiert einlagerbarer Molekeln vorhanden ist, durch diese übernommen werden. Ein polarisierender Strom, der die Zelle der Länge nach durchfließt, reduziert an der Kathodenseite das Plasmalemmapotential und den Aktionsstrom, was auch an registrierten Kurven ersichtlich, sobald das Potential den durch die orientiert eingelagerten Molekeln bedingten Betrag unterschreitet und erhöht an der Anodenseite das Potential und den Aktionsstrom, wie ebenfalls an Aufnahmen ersichtlich, solange die Potentialzunahme noch zur weiteren orientierten Einlagerung reaktionsfähiger Molekeln führt. So nimmt die Stromstärke eines polarisierenden Stromes während der Erregung zu, wenn die Polarisation nur ausreicht, um an der Kathodenseite das Potential unter das Ausmaß des normalen Aktionsstroms zu senken.

Da angenommen wurde, daß die orientiert eingelagerten Molekeln kein wesentlich höheres Potential bedingen können, als durch die selektive Kationenpermeabilität des Plasmalemmas zustande käme, ist die Erregbarkeitsaufhebung durch stark potential-

herabsetzende Einflüsse, wie KCl in höherer Konzentration, durch den Austritt dieser reaktionsfähigen Molekeln aus der Grenzfläche begreiflich. Die Narkotika mögen durch ihre Oberflächenaktivität die orientierten Molekeln aus der Grenzfläche verdrängen und so den Aktionsstrom reduzieren, ohne das Plasmalemmapotential, das durch die selektive Kationenpermeabilität erhalten bleibt, entsprechend herabzusetzen. Das Refraktärstadium wäre durch den Verbrauch der orientierten Molekeln aus der Grenzfläche zu deuten, seine oft über den Aktionsstrom hinausgehende Dauer damit, daß das Potential zunächst durch die selektive Kationenpermeabilität wiederhergestellt und nur allmählich durch sich wieder orientiert in die Grenzfläche einlagernde Molekeln übernommen wird.

Meiner Ansicht nach ist es auch ein Vorteil der dargelegten Vorstellungen, daß ähnliche und mit ihnen zusammenhängende Gedankengänge zu einer Theorie der elektrischen Erregung und zu einer der Erregungsleitung führen, welche gewisse, sonst bestehende Schwierigkeiten vermeiden. Bezüglich der elektrischen Erregbarkeit habe ich schon oben einiges gesagt. Hier möchte ich zunächst daran erinnern, daß die Theorie von Nernst (19) annimmt, der elektrische Strom führe an den Zellgrenzflächen, durch welche er hindurchtritt, zu einer Anreicherung bzw. Verarmung an gewissen Salzen. Diesen Veränderungen soll die Diffusion entgegenwirken. Die von Nernst (19) und später von Hill (12) abgeleiteten Formeln stellen die Beobachtungen in ausgezeichneter Weise dar. Aber die Zahlenwerte, die man für die Diffusionskoeffizienten der Salze, bei Kenntnis der Längen der erregbaren Elemente, d. h. der Zellen, Muskelfasern usw., berechnen kann, sind viel zu groß, als daß Diffusion als ausgleichender Vorgang wirklich in Betracht käme (24). Ich habe schon einmal (26) kurz darauf hingewiesen, daß man sich, mit Rücksicht auf die rasche Ausbreitung oberflächenaktiver Substanzen in Oberflächen, vorstellen könnte, daß die an den Durchtrittsstellen des Stroms durch das Plasmalemma vermehrten bzw. verminderten Salze nicht durch Diffusion im Protoplasma, sondern durch eine viel raschere Bewegung in der Grenzfläche zwischen Protoplasma und Außenmedium ihre Konzentrationsänderungen ausgleichen könnten. Dabei ist es gleichgültig, ob man die Entstehung einer erregungsauslösenden Substanz an der Kathodenseite oder die Entstehung einer, die oben angenommenen, orientierten Molekeln stabilisierenden, an der Anodenseite und ihr Verschwinden an der Kathodenseite annimmt. Mit Rücksicht auf die Bildungsmöglichkeit von Salzen bei Stromdurchgang durch das selektiv kationenpermeable Plasmalemma ziehe ich die zweite Annahme vor. Es gibt noch eine Gruppe von Erscheinungen, die einer besonderen Erklärung bedürfen. Es sind dies die Abnahme der Reizwirkung einer konstanten elektrischen Spannung, die auf den bald nach Stromschluß gelegenen Höhepunkt der Reizwirkung folgt, die geringe Wirksamkeit allmählich zunehmender Ströme, die Öffnungserregung und Ähnliches. Ich habe schon seinerzeit (24) gezeigt, daß man diese Erscheinungen als Polarisationswirkungen auffassen und durch entsprechende Formeln quantitativ erfassen kann. Stellt man sich, wie oben ausgeführt, vor, daß der Strom an der Zellgrenzfläche Salze bildet, die sich durch ihre Oberflächenaktivität rasch in derselben ausbreiten, so braucht man nur noch anzunehmen, daß diese Salze eine Polarisation erzeugen und daß sich wenigstens eines weniger rasch in der Oberfläche bewegt, als das mit der Erregungsauslösung in Zusammenhang stehende. Wegen der geringeren Beweglichkeit jener Substanz tritt die volle Polarisationswirkung erst nach dem Höhepunkt der erregenden Stromwirkung ein und ebenso überdauert nach der Stromöffnung der auf der weniger beweglichen Substanz beruhende Teil der Polarisation

so lange, daß auf die mit der Erregungsauslösung in Zusammenhang stehende ein Einfluß, wie von einem gegensinnigen Strom ausgeübt wird. Dabei braucht der Durchschnitt aller Polarisation erzeugender Substanzen keine geringere Beweglichkeit zu haben, wie die mit der Erregungsauslösung zusammenhängende, so daß das oben über die Entstehungszeit der Polarisation und die elektrische Erregbarkeit Gesagte nicht in Widerspruch zu den hier entwickelten Vorstellungen steht. Ich möchte noch auf die wichtigen Untersuchungen von Cremer und seiner Schule (8) über elektrische Erregbarkeit und Polarisierbarkeit bzw. Polarisationskapazität der Gewebe verweisen.

Auch bei einer kurz skizzierten Theorie der Erregungsleitung habe ich an die rasche Ausbreitung einer Substanz in der Zellgrenzfläche gedacht (26). Faßt man den Erregungsvorgang als eine chemische Reaktion orientiert im Plasmalemma eingelagerter Molekeln auf, so hat man sich nur noch vorzustellen, daß ein Endprodukt derselben sich im Plasmalemma genügend rasch fortbewegt und schon in geringer Konzentration an Nachbarstellen dieselbe Reaktion wieder auslöst. Und zwar dürften, wie ich seinerzeit gezeigt habe, für die beobachteten Leitungsgeschwindigkeiten Beweglichkeiten in der Grenzfläche von ähnlicher Größenordnung in Betracht kommen, wie sie auch von der Theorie der elektrischen Erregbarkeit gefordert werden. Gleichheit der Werte ist nicht zu erwarten, da es sich nach der hier entwickelten Vorstellung bei der elektrischen Erregbarkeit und bei der Erregungsleitung um verschiedene in der Grenzfläche bewegliche Substanzen handelt. Auch hängt die Leitungsgeschwindigkeit noch wesentlich von der unbekannten Menge des die Reaktion übertragenden Endproduktes und von seiner erregungsauslösenden Wirksamkeit ab. Bei einer solchen Auffassung ist Erregungsleitung ohne elektrische Erregbarkeit denkbar, es braucht nur keines der durch den Strom gebildeten Salze die Stabilität der reaktionsfähigen, im Plasmalemma orientiert eingelagerten Molekeln zu verändern. So bereitet das rasch leitende System der Mimosoideen, in welchem die Erregung elektrisch nicht auslösbar ist (26), keine Schwierigkeiten. Auch die Erregungsleitung in einem durch besondere Behandlung anodisch erregbar gemachten Nerven (23), dürfte der hier entwickelten Auffassung weniger Schwierigkeiten machen, als einer, welche elektrische Erregbarkeit und Erregungsleitung in engen Zusammenhang bringt.

Zusammenfassung

An einer in Wasser liegenden *Nitella*-Internodialzelle tritt der Aktionsstrom an allen Teilen praktisch gleichzeitig auf. In Luft befindliche Zellen zeigen Erregungsleitung mit Leitungsgeschwindigkeiten von 2,3 bis 0,3 cm sek^{-1}. Die Anstiegszeit des Aktionsstroms beträgt etwa 1,2 sek.

Nach schwachen Reizen tritt der Aktionsstrom erst nach einer Latenzzeit von bis zu einer Sekunde auf. Dies läßt auf einen in seinem Ausmaß von der Reizstärke abhängigen Latenzvorgang schließen. Meine frühere Auffassung dieser Latenzzeit als Leitungszeit ist sicher falsch.

Eine Zellverletzung durch den Einstich einer Elektrode ist kein Maximalreiz, sondern, im Gegenteil, oft von weniger als doppelter Schwellenreizstärke.

Dem Plasmalemma kommt keine Kondensatorkapazität zu, wie es die Kondensatortheorie der elektrischen Erregung verlangen würde. Die Beziehung zwischen zur Erregungsauslösung notwendiger Spannung und Reizzeit wird durch die Formeln von Nernst und Hill gut dargestellt. Auch die von der Theorie vorausgesagte Abhängigkeit der Reizzeiten von der Zelllänge besteht.

Das gesamte Refraktärstadium beträgt 60 bis 150 sek, das absolute 4 bis 40 sek. Dieses ist nach Doppelreizen verlängert oder unverändert, bei Ermüdung und in der Narkose verlängert. Auch während des Refraktärstadiums und in der Narkose zeigt der Aktionsstrom und somit der Erregungsvorgang keine Abweichung vom Alles- oder Nichtsgesetz.

Der Strömungsstillstand wird nicht durch eine Viskositätszunahme bedingt. Die Protoplasmaviskosität bleibt unverändert und beträgt 0,084.

Der Erregungsvorgang ist nicht mit einer nachweislichen Veränderung des Redoxpotentials des Protoplasmas verbunden; $E_h = 280$ bis 320.

Versuche, in denen das Plasmalemmapotential durch einen polarisierenden Strom experimentell verändert war, ergaben keinen Hinweis auf eine Permeabilitätszunahme während der Erregung, durch welche ein gewisser Bruchteil der Polarisation hätte verschwinden müssen; im Gegenteil läßt sich durch polarisatorische Steigerung des Plasmalemmapotentials der Aktionsstrom entweder überhaupt nicht oder nur bis zu einem gewissen Betrag steigern, er bringt aber dann, solange das Plasmalemmapotential diesen Betrag noch nicht erreicht, dieses ganz zum Verschwinden. Die Stromstärkenänderung eines polarisierenden Stromes während der Erregung ist nur durch diese Potentialänderung am Plasmalemma bedingt.

Diese bloße Potentialänderung, ohne Permeabilitätsänderung während der Erregung wird durch die Annahme elektrisch orientierter, reaktionsfähiger Molekeln im Plasmalemma zu deuten versucht, in Anlehnung an einen früheren Hinweis auf die mögliche Bedeutung von in der Zellgrenzfläche rasch beweglichen Substanzen für die elektrische Erregbarkeit und für die Erregungsleitung.

Literaturnachweise

1. Auger, D., Phénomènes pulsatoires électriques des cellules de characées. C. R. Soc. Biol. **107**, 1495—1496, 1931.

1a. —, Relation entre le courant d'action et la cyclose protoplasmique chez *Nitella*. C. R. Soc. Biol. **108**, 1131—1132, 1931.

2. Baas Becking, L. G. M., H. v. d. Sande Bakhuyszen and H. Hotelling, The physical state of protoplasm. Verh. d. k. Akad. v. Wetensch. t. Amsterdam, Afk. Natuurk. (Tweede Sectie) **25**, Nr. 5, 1928.

3. Bayliss, W. M., The properties of colloidal systems. IV. Reversible gelation in living protoplasm. Proc. Roy. Soc. London, B, **91**, 196—201, 1920.

4. Blinks, L. R., E. S. Harris and W. J. V. Osterhout, Studies on Stimulation in *Nitella*. Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **26**, 836—838, 1929.

5. Brücke, E., Über die sogenannte Molekularbewegung in tierischen Zellen, insbesondere in den Speichelkörperchen. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl., Abt. 2, **45**, 629—644, 1862.

6. Brücke, E. Th., Vergleichende Physiologie des Erregungsvorganges. Ergebnisse d. Biol. **6**, 327—425, 1930.

7. Chifflot, J. et Cl. Gautier, Sur le mouvement interplasmatique à forme brownienne des granulations cytoplasmiques. Journ. de Bot. **19**, 40—46, 1905.

8. Cremer, M., Ber. ü. d. 12. Tagung d. Deutsch. Physiol Gesell. Bonn. Ber. ü. d. ges. Physiol. **61**, 352, 1931.

9. Dittler, R., Z. biol. Techn. u. Meth. **3**, 7—15, 1913.

10. Fürth, R., Über die Messung der Viskosität sehr kleiner Flüssigkeitmengen mit Hilfe der Brownschen Bewegung. Zeitschr. f. Phys. **60**, 313—316, 1930.

11. Heilbrunn, L. V., The colloid chemistry of protoplasm. Protoplasma-Monographien 1, Berlin 1928.

12. Hill, A. V., A new mathem. treatment of changes of ionic concentration in muscle and nerve under the action of electric currents, with a theory as to their mode of excitation. Journ. of physiol. **40**, 190—224, 1910.

13. Hörmann, G., Studien über die Protoplasmaströmung bei den Characeen. Jena 1898.

14. Kühne, W., Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität, Leipzig 1864 (S. 94—99).

15. Lánczos, A., Über die Gültigkeit des Alles- oder Nichtsgesetzes der Erregung. Pflügers Arch. **223**, 709—716, 1930.

16. Lauterbach, L., Untersuchungen über die Beeinflussung der Protoplasmaströmung der Characeen durch mechanische und osmotische Eingriffe. Beih. z. Bot. Centralbl. **38**, 1—52, 1921.

17. Mast, S. O., The nature of the action of electricity in producing response and injury in *Amoeba proteus* (Leidy) and the effect of electricity on the viscosity of protoplasm. Zeitschr. f. vergl. Physiol. **15**, 309—328, 1931.

18. Michaelis, L., Oxydations-Reduktions-Potentiale. Berlin 1929 (S. 41).

19. Nernst, W., Zur Theorie der elektrischen Reizung. Nachrichten v. d. königl. Ges. d. Wiss. z. Göttingen. Math.-Phys. Kl. 104—108, 1899.

20. Pekarek, J., Absolute Viskositätsmessung mit Hilfe der Brownschen Molekularbewegung. I. Protoplasma **10**, 510—532, 1930; IV. ebenda **17**, 1—24, 1932.
21. Perrin, J., Die Atome, deutsch von A. Lottermoser, 3. Aufl., Dresden u. Leipzig 1923.
22. Romijn, C., Über den Einfluß der Temperatur auf die Protoplasmaströmung bei *Nitella flexilis*. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. t. Amsterdam **34**, Nr. 2, 1—8, 1931.
23. Thörner, W., Elektrophysiologische Untersuchungen am alterierten Nerven. I. Pflügers Arch. **197**, 159—186, — II. 187—205, 1922, — III. **198**, 373—390, 1923.
24. Umrath, K., Zur Theorie der elektrischen Erregung. Biologia generalis **1**, 396—481, 1925.
25. —, Über Refraktärstadien. Zeitschr. f. Biol. **87**, 85—96, 1928.
26. —, Über die Erregungsleitung bei sensitiven Pflanzen mit Bemerkungen zur Theorie der Erregungsleitung und der elektrischen Erregbarkeit im allgemeinen. Planta **5**, 274—324, 1928.
27. —, Potentialmessungen an *Nitella mucronata* mit besonderer Berücksichtigung der Erregungserscheinungen. Protoplasma **9**, 576—597, 1930.
28. —, Die Bildung von Plasmalemma (Plasmahaut) bei *Nitella mucronata*. Protoplasma **16**, 173—188, 1932.

„PROTOPLASMA"
Internationale Zeitschrift für physikalische Chemie des Protoplasten

Band XVI Heft 4

Mit 22 Textabbildungen. — Subskriptionspreis 14 RM.

Abhandlungen Inhalt:

Band XVII Heft 1

Mit 9 Textabbildungen und Tafel I und II. — Subskriptionspreis 14.80 RM.

Abhandlungen Inhalt:

Arbeiten aus dem Zoologischen Institut zu Graz Band XIV, Nr. 7.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Graz

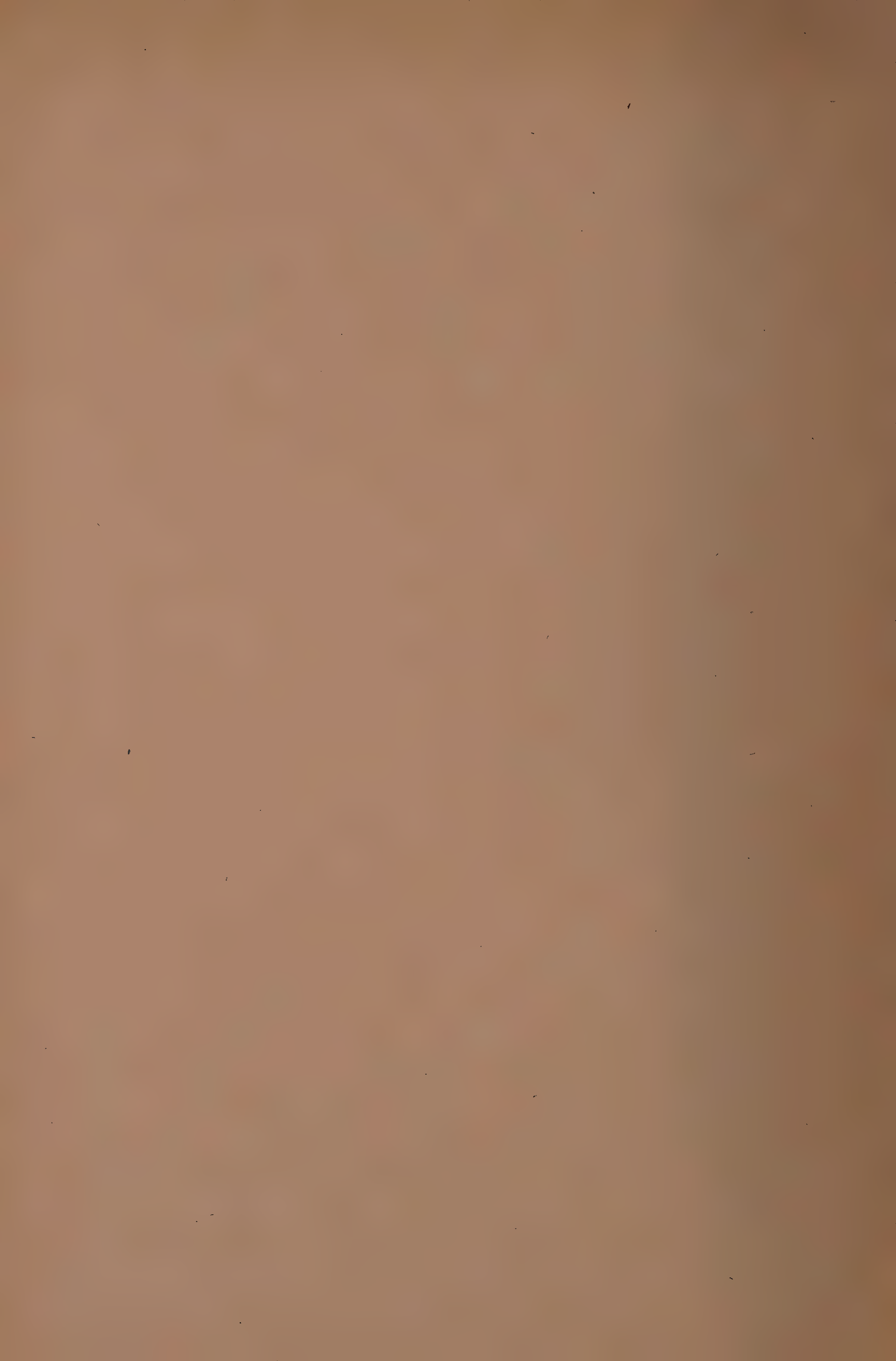
Zur Kondensatortheorie der elektrischen Erregbarkeit des Nerven

Von

KARL UMRATH

Sonderdruck
aus der „Zeitschrift für Biologie", Band 93, Heft 3

J. F. LEHMANNS VERLAG MÜNCHEN
1933



Zeitschrift für Biologie, Bd. 93.
J. F. Lehmanns Verlag, München 1933.

Zur Kondensatortheorie der elektrischen Erregbarkeit des Nerven.

(Zugleich eine Erwiderung auf die Arbeit von W. Eichler[1]): „Über die Abhängigkeit der Chronaxie des Nerven vom äußeren Widerstande".)

Von **Karl Umrath.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Graz.)

(Der Schriftleitung zugegangen im Juli 1932.)

Nach der Kondensatortheorie der elektrischen Erregung von Ebbecke und Eichler ist eine Zunahme der für die elektrische Erregungsauslösung erforderlichen Reizzeiten mit zunehmendem Vorschaltwiderstand zu erwarten. Bezeichnet man die bei langer Schließungszeit zur Erregungsauslösung erforderliche Spannung als Rheobase, so sollten die bei einem bestimmten Vielfachen der Rheobase erforderlichen Schließungszeiten durch hohe Vorschaltwiderstände verlängert werden, so z. B. die Chronaxie, welche die für die doppelte Rheobase notwendige Schließungszeit darstellt, aber ebenso jede zu einem anderen, etwa geringeren Vielfachen der Rheobase gehörige Schließungszeit. Für das zunächst von Eichler[2]) behandelte einfache Kondensatormodell habe ich schon seinerzeit gezeigt, daß sich seine Konsequenzen am quergestreiften Muskel nicht bestätigen lassen[3]). Am Nerven habe ich damals nur wenige Versuche bei großem Elektrodenabstand ausgeführt.

Nun hat Eichler (l. c. 1931) inzwischen die Theorie weiter entwickelt und noch den Übergangswiderstand berücksichtigt, der den an der Fasergrenze angenommenen Kondensator überbrückt. Er findet so, daß die ursprünglich errechnete Zunahme der Reizzeiten bei hohem Vorschaltwiderstand nur an kurzen Nervenstrecken zu erwarten ist, während für sehr lange Strecken Unabhängigkeit der Reizzeiten vom Vorschaltwiderstand bestehen soll.

Bezüglich der experimentellen Methodik glaubt Eichler mir vorwerfen zu müssen, daß ich mit polarisierbaren Vorschaltwiderständen gearbeitet habe. Er hat nämlich gefunden, was übrigens lange bekannt ist, daß aus Ton-Kohle-Mischung bestehende Radiowiderstände polarisierbar sind. Dies trifft aber für die Loewe-Vakuum-Widerstände nicht zu und Eichler hätte sich leicht von ihrer ganz anderen Konstruktion überzeugen können. Hingegen besteht keinerlei Gewißheit darüber, wie weit die

[1]) W. Eichler, Z. Biol. **91**, 475—490 (1931).
[2]) W. Eichler, Z. Biol. **88**, 315—345 (1929).
[3]) K. Umrath, Pflügers Arch. **224**, 441—447 (1930).

Selbstinduktionsfreiheit der von Eichler angewandten Drahtwiderstände geht. Ich habe Drahtwiderstände nicht verwendet, weil ihre Selbstinduktionsfreiheit bei hohen Widerstandswerten meist zu wünschen übrigläßt. Da in den Versuchen Eichlers die Chronaxiezunahme teilweise durch Selbstinduktion seiner Vorschaltwiderstände bedingt sein könnte und vor allem kein Kriterium dafür vorliegt, ob die Chronaxiezunahme eine echte ist oder ob sie durch Erregung verschiedener Fasern bei verschiedenem Vorschaltwiderstand bedingt ist, wie ich das für den Muskel besonders in einem Versuch wahrscheinlich machen konnte (l. c. S. 444), habe ich nochmals einige Versuche am Nerven ausgeführt.

Die Methodik war meiner ehemals angewandten ganz ähnlich. Das Lucas-Pendel[1]), an dem 0,03 σ gerade noch einstellbar sind, wurde mit zwei Öffnungskontakten verwendet. Damit der als Nebenschluß verwendete Öffnungskontakt gut wirksam sei, war ihm ein selbstinduktions- und kapazitätsfreier Widerstand von 300 Ohm vorgeschaltet und in den Versuchen mit hohem Vorschaltwiderstand noch ein Loewe-Vakuum-Widerstand von 500 000 oder 100 000 Ohm. Der Gefälledraht hatte etwa 13 Ohm; in den Versuchen ohne hohen Vorschaltwiderstand waren ihm noch 100 Ohm vorgeschaltet, um in beiden Fällen etwa von denselben Stellen des Drahtes Spannung abzunehmen. Die Zn-$ZnSo_4$-Elektroden hatten einen Widerstand von etwa 5000 Ohm. Die Versuche wurden an im Frühjahr gefangenen Ranae esculentae ausgeführt. Es wurden Schwellenzuckungen des Musculus gastrocnemius auf Reize am Nervus ischiadicus hin beobachtet. Das Präparat und die Elektroden befanden sich in einer feuchten Kammer. In den Versuchen vom 3., 4. und 7. VI. befanden sich drei Elektroden am Nerven, sonst nur zwei. Immer war die dem Muskel nächste Elektrode die Kathode. Das abgebundene proximale Nervenende war mit einem Faden an einem Hartgummistab befestigt. Die meisten Versuche wurden am Nervmuskelpräparat ausgeführt, nur die vom 9., 11., 15. und 21. VI., die als letzte in Tabelle 1 aufgenommen sind, bei durchblutetem Muskel, im ganzen Tier mit einer Rückenmarksdurchtrennung hinter dem Kopf. Der Nervus ischiadicus war dabei aus dem Oberschenkel präpariert und proximal durchschnitten. Der Abstand der Anode von dieser Schnittstelle konnte nicht so weit sein wie sonst an den Nervmuskelpräparaten. Distal von der Kathode war in den Präparaten mit Zirkulation der Nervus peroneus an seinem Abgang durchschnitten.

Tabelle 1 enthält die Versuche, in denen bei kleinem Elektrodenabstand die notwendigen Reizzeiten für die 2- und für die 1,1fache Rheobase bestimmt wurden. Sie zeigt in den letzten beiden Spalten, daß das Verhältnis der mit zu den ohne Vorschaltwiderstand erhaltenen Reizzeiten bei 1,1facher Rheobase viel weniger von 1 verschieden ist als bei 2facher, das heißt die Reizzeiten für höhere Vielfache der Rheobase werden durch hohe Vorschaltwiderstände stärker verlängert. Das ist auf Grund der Tatsache zu erwarten, daß die Erregbarkeit der verschiedenen Nervenfasern verschieden ist. Eine ohne hohen Vorschaltwiderstand aufgenommene Reizzeit-Spannungsbeziehung besteht in der Regel aus verschiedenen Teilstücken auch dann, wenn diese nicht ohne weiteres als solche kenntlich sind, weil sie einen sehr ähnlichen Verlauf haben und sich unter sehr stumpfem Winkel schneiden. Den den verschiedenen Teilstücken entsprechenden ganzen Kurven kommt eine um so größere Chronaxie zu, bei desto längeren Reizzeiten das betreffende Teilstück tatsächlich beobachtbar ist. Nun werden alle Reizströme schon durch die Polarisationskapa-

---

[1]) Hergestellt vom Universitätsmechaniker Anton Schenach im Physiologischen Institut Innsbruck.

Tabelle 1.

Datum und Temperatur	Elektrodenabstand cm	Reizzeiten für die 2fache Rheobase in σ bei $5,10^3$ Ohm äußerem Widerstand	Reizzeiten für die 1,1fache Rheobase in σ bei $5,10^3$ Ohm äußerem Widerstand	Reizzeiten für die 2fache Rheobase in σ bei $5,10^5$ Ohm äußerem Widerstand	Reizzeiten für die 1,1fache Rheobase in σ bei $5,10^5$ Ohm äußerem Widerstand	Verhältnis der Reizzeiten bei $5,10^5$ zu denen bei $5,10^3$ Ohm äuß. Widerstand für die 2fache Rheobase	Verhältnis … für die 1,1fache Rheobase
26. V.	0,25	0,30	1,43				
				0,40	1,83		
19⁰		0,30	1,56				
				0,40	1,76		
		0,30	1,49	0,40	1,79	1,33	1,20
29. V.	0,2			0,33	1,26		
		0,26	1,13				
21⁰				0,33	1,23		
		0,26	1,13	0,33	1,24	1,27	1,10
30. V. a	0,2			0,36	1,73		
		0,36	1,70				
19⁰				0,33	1,66		
		0,33	1,70				
				0,33			
		0,34	1,70	0,34	1,70	1,00	1,00
30. V. b	0,25			0,33	1,60		
		0,23	1,56				
19⁰				0,30	1,60		
		0,23	1,46				
				0,30	1,56		
		0,23	1,51	0,31	1,59	1,35	1,05
4. VI.	0,2			0,23			
		0,13	0,96				
20⁰				0,23	1,13		
		0,13	0,93				
		0,13	0,94	0,23	1,13	1,77	1,20
7. VI.	0,3			0,26			
		0,16	0,93				
20⁰				0,26	1,10		
		0,16					
		0,13	0,73				
		0,15	0,83	0,26	1,10	1,73	1,33
9. VI.	0,4	0,47					
				0,40			
19⁰		0,33					
				0,33			
		0,33					
				0,33			
		0,33					
				0,37			
		0,37					
				0,37			
		0,37					
		0,37		0,36		0,97	
11. VI.	0,3			0,33			
		0,20	0,80				
20⁰				0,30	1,07		
		0,17	0,77				
		0,18	0,78	0,31	1,07	1,72	1,37

Tabelle 1 (Fortsetzung).

Datum und Temperatur	Elektroden-abstand cm	Reizzeiten für die 2fache Rheobase in σ bei $5{,}10^3$ Ohm äußerem Widerstand	Reizzeiten für die 1,1fache Rheobase in σ bei $5{,}10^3$ Ohm äußerem Widerstand	Reizzeiten für die 2fache Rheobase in σ bei $5{,}10^5$ Ohm äußerem Widerstand	Reizzeiten für die 1,1fache Rheobase in σ bei $5{,}10^5$ Ohm äußerem Widerstand	Verhältnis der Reizzeiten bei $5{,}10^5$ zu denen bei $5{,}10^3$ Ohm äuß. Widerstand für die 2fache Rheobase	Verhältnis der Reizzeiten bei $5{,}10^5$ zu denen bei $5{,}10^3$ Ohm äuß. Widerstand für die 1,1fache Rheobase
15. VI.	0,2	0,27					
				0,33			
20⁰		0,27	1,03				
				0,30	1,03		
		0,27	0,90				
		0,27	0,96	0,31	1,03	1,15	1,07
21. VI.	0,3	0,27	1,23				
				0,30	1,23		
20⁰		0,27	1,17				
				0,30	1,20		
		0,27	1,20	0,30	1,21	1,11	1,01

zität des Nerven bis zu einem gewissen Grad verzerrt und hierdurch werden Fasern mit kurzer Chronaxie in ihrer Erregbarkeit begünstigt. Dieser Stromverzerrung wirken große Vorschaltwiderstände entgegen und begünstigen so die Fasern mit langer Chronaxie in ihrer Erregbarkeit. Diese liefern daher in der gesamten Reizzeit-Spannungsbeziehung bei großem Vorschaltwiderstand nicht nur die Teilstücke im Gebiet der langen Reizzeiten, sondern in zunehmendem Maße auch die im Gebiet der kurzen. Durch diese Vereinheitlichung der Reizzeit-Spannungskurven werden die Reizzeiten um so mehr verlängert, je höheren Vielfachen der Rheobase sie entsprechen. Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß die Hauptnutzzeit vom Vorschaltwiderstand ganz unabhängig ist.

In den Versuchen vom 30. V. a und vom 9. VI. ist gar keine Abhängigkeit der Reizzeiten vom Vorschaltwiderstand vorhanden. Es kann Zufall sein, daß Eichler solche Fälle nicht vorgekommen sind, es kann auch daran liegen, daß er Rana temporaria, ich Rana esculenta, untersucht hat, es könnte schließlich durch Selbstinduktion seiner Widerstände bedingt sein. Die mittlere Chronaxiezunahme ist in den Versuchen der Tabelle 1 bei einem mittleren Elektrodenabstand von 2,6 mm 34%, in den Versuchen Eichlers bei 3,5 mm Elektrodenabstand 22%. Unsere Versuchsergebnisse stimmen also in den Mittelwerten gut überein. Die prozentualen Verlängerungen der Reizzeiten für die 1,1fache Rheobase erreichen aber im Mittel nur das 0,37fache der prozentualen Chronaxieverlängerungen. Wenn Eichler, vielleicht mit weiteren Hilfsannahmen, die Kondensatortheorie diesem Sachverhalt auch anpassen könnte, erscheint mir meine Deutung doch so ungezwungen, daß man keinesfalls berechtigt ist, von einem Beweis für die Kondensatortheorie zu reden.

Tabelle 2 enthält die Versuche, in denen ich auch größere Elektrodendistanzen angewandt habe. Bei den langen Nervenstrecken ist eine Zunahme der Chronaxie bei großem Vorschaltwiderstand nur in einem der drei Versuche deutlich. Daß ich seinerzeit, l. c., eine solche Chronaxiezunahme am Nerven überhaupt nicht gefunden habe, wäre erklärlich, wenn damals die

Tabelle 2.

Datum und Temperatur	Elektrodenabstände cm	Chronaxie in σ bei geringem Elektrodenabstand und äußerem Widerstand von			Chronaxie in σ bei großem Elektrodenabstand und äußerem Widerstand von	
		5,10³ Ohm	1,10⁵ Ohm	5,10⁵ Ohm	5,10³ Ohm	5,10⁵ Ohm
3. VI.	0,3 u.	0,30				
				0,36		
20°	1,8	0,30				
					0,43	
						0,46
					0,43	
						0,43
		0,23				
				0,26		
			0,23			
		0,20				
4. VI.	0,2 u.	0,26				
				0,36		
20°	1,3		0,33			
		0,23				
					0,36	
						0,46
					0,36	
						0,43
			0,23			
		0,13				
			0,23			
		0,13				
					0,30	
						0,40
					0,30	
7. VI.	0,3 u.	0,23				
				0,30		
20°	1,5	0,23				
					0,43	
						0,43
					0,43	
		0.20				
				0,26		
			0,26			
		0,16				
				0,26		

Reizzeit-Spannungsbeziehungen einheitlicher gewesen wären, worauf die damals größeren Chronaxiewerte deuten. Bei diesen längeren Nervenstrecken ergaben auch einzelne Versuche Eichlers keine Chronaxiezunahme bei großem Vorschaltwiderstand. Daß bei ihm ein solcher Effekt meistens doch noch auftrat, könnte wieder auf den schon oben erwähnten Unterschieden in den Versuchsbedingungen beruhen.

Daß mit zunehmender Elektrodendistanz die Chronaxieverlängerung durch hohe Vorschaltwiderstände abnimmt, wird bei meiner Auffassung der Erscheinung als Folge verschiedener Chronaxie verschieden erregbarer Fasern ebenso verständlich wie nach der von Eichler (l. c. 1931) durchgerechneten erweiterten Kondensatortheorie. Der höhere Widerstand der längeren Nervenstrecken, dem wohl nur eine geringe Zunahme der Polarisationskapazität entspricht, bedingt schon ohne Vorschaltwiderstand eine geringere Deformation der Reizströme; deshalb ist bei längeren Ner-

venstrecken die Reizzeit-Spannungsbeziehung von vornherein einheitlicher und somit der Einfluß hoher Vorschaltwiderstände geringer zu erwarten. Eine entsprechende Überlegung ergibt eine Vergrößerung des Einflusses hoher Vorschaltwiderstände auf die Chronaxie, wenn der polarisatorische als Nebenschluß wirkende Widerstand der Nervenhüllen erhöht wird, was Eichler durch Einlegen von Nerven in Traubenzuckerlösung erreicht hat.

Bei dieser Gelegenheit sei noch das Verhältnis der Reizzeit für die 1,1-fache Rheobase zur Chronaxie besprochen. Man kann es aus der Formel $V = \frac{\lambda}{1-\mu\,\Theta^t}$ berechnen; dabei bedeutet λ die Rheobase, V die zur Reizung angewandte Spannung, t die Reizzeit, μ und Θ Konstante. $\mu = 1$ ergibt die Formel der Kondensatortheorie, $\mu = 0{,}81$ die Formel von Hill[1]), wobei bei Reizzeiten, die kürzer als die Chronaxie sind, noch weitere Glieder im Nenner aufzunehmen sind. So ergibt sich das Verhältnis der Reizzeit für die 1,1fache Rheobase zu der für die 2fache nach der Kondensatortheorie, $\mu = 1$, zu 3,5, nach Hill, $\mu = 0{,}81$, zu 4,5. Experimentell ergibt sich dieses Verhältnis aus den Versuchen der Tabelle 1 ohne hohen Vorschaltwiderstand im Mittel zu 5,1, mit hohem Vorschaltwiderstand zu 4,3. In 7 Versuchen, die ich gelegentlich einer früheren Untersuchung[2]) ausgeführt habe und welche auch den den Gastroknemius versorgenden Nerven von Rana esculenta betreffen, sind die Reizzeit-Spannungsbeziehungen so weit bestimmt, daß ich die Reizzeiten für die 1,1- und für die 2fache Rheobase leicht durch graphische Interpolation bestimmen konnte. Sie ergaben sich im Mittel zu 3,1 und 0,73 σ, ihr Verhältnis zu 4,3. Ich erwähne diese Zahlenwerte nicht so sehr, weil sie mit der Theorie von Nernst und Hill etwas besser übereinstimmen als mit der Kondensatortheorie, sondern vor allem weil sie mir zu beweisen scheinen, daß diejenigen Vorgänge, welche die geringe Wirksamkeit lange geschlossener oder langsam ansteigender (einschleichender) Ströme bedingen, auf die Reizzeit für die 1,1fache Rheobase noch keinen merklichen Einfluß haben, denn sie müßten diese gegenüber dem theoretischen Wert verkürzen.

Ich kann auch jetzt die Versuche am Froschnerven nicht als genügende Stütze der Kondensatortheorie betrachten und verweise diejenigen, welche sich für die Prüfung der Kondensatortheorie an anderen Objekten oder für meine jetzige Ansicht über die elektrische Erregbarkeit interessieren sollten, auf meine Arbeit „der Erregungsvorgang bei Nitella mucronata".[3])

Zusammenfassung.

Die von Eichler beobachtete Zunahme der Nervenchronaxie bei hohem Vorschaltwiderstand habe ich bei kleinen Elektrodendistanzen im Mittel von etwa demselben Ausmaß gefunden wie er. Es waren aber unter 10 Versuchen 2, die eine solche Chronaxieverlängerung überhaupt nicht zeigten.

[1]) A. V. Hill, J. of Physiol. **40**, 190—224 (1910).
[2]) K. Umrath, Z. Biol. **84**, 1—9 (1926).
[3]) K. Umrath, Protoplasma **17**, 258—300 (1932).

Wenn die Chronaxie durch einen hohen Vorschaltwiderstand verlängert wurde, so wurde die Reizzeit für die 1,1fache Rheobase durch denselben nur viel weniger verlängert. Dieses Ergebnis ist zu erwarten, wenn die hohen Vorschaltwiderstände dadurch wirken, daß sie Nervenfasern mit größerer Chronaxie in ihrer Erregbarkeit begünstigen, indem sie die Stromverzerrung durch die Polarisationskapazität des Nerven verringern und so im allgemeinen die Reizzeit-Spannungsbeziehung einheitlicher gestalten.

Bei großen Elektrodendistanzen habe ich nur in einem von drei Versuchen eine Chronaxiezunahme bei hohem Vorschaltwiderstand beobachtet; daß ich eine solche seinerzeit überhaupt nicht gefunden habe, mag damit zusammenhängen, daß damals die Chronaxien größer und die Reizzeit-Spannungsbeziehungen daher wahrscheinlich einheitlicher waren.

Nach allem scheinen mir die Versuche am Nerven auch keine genügende Stütze der Kondensatortheorie zu bilden, sondern ich halte sie auf andere Weise eher besser interpretierbar.







Arbeiten aus dem Zoologischen Institut zu Graz Band XIV, Nr. 8.

Einzeln nicht im Buchhandel

Überreicht vom Verfasser

Abdruck aus

ZOOGEOGRAPHICA

Internationales Archiv für vergleichende und kausale Tiergeographie

International Review for Comparative and Causal Animal Geography

Archives internationales de géographie zoologique comparée et causale

Unter Mitwirkung von Sven Ekman, Uppsala
und Richard Hesse, Berlin
herausgegeben von Fridthjof Økland, Oslo

Band 1, Heft 3

Verlag von Gustav Fischer in Jena
1933

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Graz.)

Die Bedeutung der Eiszeit für die Fauna der Alpen.

Von

Dr. **Rudolf F. Heberdey** (Graz).

Mit 12 Abbildungen im Text und Tafel III.

1. Einleitung.

Es ist schon lange bekannt, daß die die höheren Regionen der Alpen besiedelnden Elemente der Tier- und Pflanzenwelt im Gegensatz zu den Formen der Täler eine sehr eigenartige geographische Verbreitung zeigen. Während die Formen der Täler mit wenigen Ausnahmen stets sehr weit verbreitet sind, die Talfauna daher in den einzelnen Teilen der Alpen nur geringe Unterschiede aufweist, die bedingt sind durch den Charakter der Fauna des Vorlandes, sind die alpicolen Arten und Rassen — ich bezeichne als „Alpicole" sämtliche ausschließlich auf die alpine und subalpine Region beschränkte Formen — meist auf relativ sehr geringes Areal beschränkt — in extremen Fällen auf einen einzigen Berggipfel, auf dessen wenige Quadratkilometer umfassenden Gipfelbereich die betreffende Art vorkommt. Noch auffallender ist aber die Tatsache, daß der Reichtum an Alpicolen in den einzelnen Teilen der Alpen ein sehr verschiedener ist. Alle Versuche, diese regionalen Verschiedenheiten, die manchmal in recht geringem horizontalem Abstand auftreten, lediglich auf die gegenwärtigen ökologischen Verhältnisse zurückzuführen, mußten fehlschlagen, da es vielfach nicht möglich war und ist, Unterschiede von irgendwelcher Bedeutung in den ökologischen Bedingungen festzustellen.

Es lag daher nahe, in diesen Erscheinungen die Folgen von Vorgängen während einer früheren Erdperiode zu sehen. Als erste machten die Botaniker darauf aufmerksam, daß die Ursache dafür

in der Klimaverschlechterung während der Eiszeit zu suchen sein könnte. Sie wiesen darauf hin, daß gerade die während der Eiszeit am stärksten vergletscherten Gebiete zusammenfallen mit jenen Teilen der Alpen, die heute eine auffallende Armut an Alpicolen zeigen. Auf zoologischer Seite hat meines Wissens als erster HOLDHAUS (1906) in einem Vortrag in der zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien diese Erklärungsmöglichkeit in Betracht gezogen. Er übernahm auch den von den Botanikern geprägten Begriff „Massifs de refuge" für jene Teile der Alpen, in denen sich heute eine überreiche Zahl von Alpicolen findet. Seither wurde von HOLDHAUS selbst und anderen noch manches Argument für diese Theorie beigebracht, von anderer Seite wurde sie zur Erklärung zoogeographischer Eigentümlichkeiten herangezogen, doch fehlt es bis heute an einer einheitlichen zusammenfassenden Darstellung und Begründung derselben.

Herrn Prof. Dr. OTTO STORCH, der mir einen Arbeitsplatz in seinem Institute zur Verfügung stellte, Herrn Kustos Regierungsrat Dr. KARL HOLDHAUS, der mir nicht nur in die seiner Obhut unterstellte Coleopterensammlung des Wiener Naturhistorischen Museums Einsicht gewährte, sondern mir auch sonst stets durch Rat und Tat hilfreich zur Seite stand, meinem lieben Freunde Prof. Dr. JOSEF MEIXNER, sowie den Herren Professor Dr. KARL PENECKE, Direktor JEAN SAINTE-CLAIRE DEVILLE und Direktor ALOIS WÖRNDLE sage ich auch an dieser Stelle meinen wärmsten Dank.

2. Material und Methode.

Die Theorie geht von der Annahme aus, daß die eigentümliche Verbreitung eines großen Teiles der alpicolen Faunenelemente der Alpen auf den Einfluß der Eiszeit zurückzuführen sei. Es ist daher zu ihrer Prüfung eine eingehende Kenntnis der Verhältnisse in den Alpen während der Eiszeit nötig; ihrer Darlegung ist das nächste Kapitel gewidmet. Zweitens ist aber ein Material an Arten nötig, von denen mit Sicherheit behauptet werden kann, daß die Eigentümlichkeiten in ihrer Verbreitung nicht durch die gegenwärtigen Verhältnisse erklärt werden können, das Übereinstimmen oder Nichtübereinstimmen dieser Eigentümlichkeiten mit den Verhältnissen während der Eiszeit also als Kriterium für die Gültigkeit der Theorie dienen darf. Folgenden Bedingungen muß ein solches Material entsprechen:

1. Die herangezogenen Arten müssen seit dem Ende der Eiszeit unter Bedingungen leben, die es ihnen unmöglich machen, auf irgendeine Weise aktiv oder passiv ihr Verbreitungsareal — gleichgültig, ob es der ursprünglichen, präglazialen Verbreitung entspricht oder durch die Eiszeit eingeengt wurde — wesentlich zu ändern. Es scheiden somit alle gut fliegenden Formen aus; in Betracht kommen nur flugunfähige Formen oder solche mit ausgesprochener Flugunlust, am besten Arten mit verborgener Lebensweise, da bei diesen auch die Möglichkeit eines passiven Transportes durch den Wind auf das Mindestmaß herabgedrückt ist. Es fallen aber auch alle die Täler besiedelnden Arten weg, da bei diesen einer aktiven Ausbreitung durch Wanderung entlang der Täler des reichgegliederten Alpenzuges kein Hindernis entgegengesetzt wird. In Betracht kommen nur alpicole, d. h. ausschließlich auf die subalpine (1200—1800 m) und alpine (über 1800 m) Region beschränkte Arten, sowie Höhlenbewohner. Jenen bieten wenigstens die Einschnitte, die die einzelnen Gebirgsgruppen der Alpen trennen, unüberschreitbare Schranken, einer aktiven Ausbreitung sind also sehr enge Grenzen gesteckt, zumal sehr häufig bereits tiefere Einsattelungen innerhalb einer Gebirgsgruppe ein Hindernis darstellen. Die Höhlenbewohner (Cavicolen) wieder sind in der weitaus überwiegenden Zahl streng an die besonderen ökologischen Verhältnisse in den Höhlen angepaßt und daher ebenfalls nicht imstande, aktiv durch Wanderung ihr Verbreitungsareal zu vergrößern.

2. Pflanzenfressende Arten sind tunlichst auszuschalten, wenigstens die häufig monophagen Phanerogamenfresser, da bei diesen die Möglichkeit besteht, daß der betreffenden Art durch das Vorkommen der Nährpflanze eine Verbreitung aufgezwungen wird, die nicht in ihr selbst und in ihrer Geschichte begründet ist. Bei Kryptogamenfressern ist diese Gefahr sicherlich bedeutend geringer, da sie wohl in sehr vielen Fällen polyphag sind. Allerdings ist darüber noch wenig Bestimmtes bekannt.

3. Die verwendeten Arten müssen hinsichtlich ihrer Verbreitung und systematischen Stellung genau untersucht sein. Besonders wichtig ist, daß für ihr Vorkommen möglichst viele Einzelangaben vorliegen, die eine genaue Festlegung der Verbreitungsgrenzen gestatten.

4. Ferner ist zu fordern, daß innerhalb einer größeren systematischen Kategorie, etwa vom Werte einer Gattung, Untergattung oder größeren Artengruppe, nicht nur einzelne Arten in Betracht

kommen, da sonst bei Aufstellung von Tabellen, Kurven usw. ganz verschiedenartiges Material zusammengepreßt werden muß, wodurch sich leicht unerwartete und schwer ausmerzbare Irrtümer einschleichen können. Andererseits wird es sich, um zu verhindern, daß eine willkürliche Auswahl getroffen wird, als notwendig erweisen, Richtlinien festzulegen, nach denen zu entscheiden ist, ob eine Gattung usw. herangezogen werden darf und muß oder nicht. In jeder Hinsicht am geeignetsten erweisen sich folgende Bedingungen: Mindestens $^2/_3$ aller im Alpenbereich vorkommenden Arten einer Gattung oder dgl. müssen den übrigen Forderungen (Punkt 1—3) entsprechen und ferner muß die Zahl der in Betracht kommenden Arten mindestens 5 betragen.

Zusammenfassend: Herangezogen werden dürfen ausschließlich subalpin und alpin vorkommende (alpicole) Arten ohne oder mit geringem Flugvermögen und mit möglichst verborgener Lebensweise, die tunlichst keine Pflanzenfresser oder doch keine Phanerogamenfresser sind und deren Systematik und geographische Verbreitung genau bekannt sind. Ferner dürfen sie im System nicht vereinzelt stehen, sondern müssen sich in größeren Gruppen innerhalb von Untergattungen, Gattungen usw. finden.

Sieht man daraufhin das Tierreich kritisch durch, so scheiden sofort die Cranioten aus, da unter ihnen nur ganz wenige Formen die Täler wirklich meiden (selbst die Gemse steigt in kalten Wintern bis in die größeren Täler im Innern der Alpen herab, und nur einige Nager dürften tatsächlich auf die höheren Regionen der Alpen beschränkt sein). Ein Großteil der Wirbellosen wiederum ist in seiner Verbreitung viel zu ungenau bekannt, als daß er herangezogen werden könnte. Den Insekten- und Conchyliensammlern ist es zu danken, daß wir über die Verbreitung der Arten in diesen beiden Gruppen wesentlich mehr wissen. Leider ist auch die Molluskenfauna gerade der Alpen noch zu unvollständig bekannt, um daraus Schlüsse ziehen zu können, so daß lediglich die Insekten übrig bleiben. Unter ihnen sind wieder die Lepidopteren und Coleopteren am eingehendsten erforscht und weisen auch die größte Anzahl rein alpicoler Arten auf.

Die Lepidopteren sind wegen ihrer stark an das Leben in der Luft angepaßten Lebensweise wenig geeignet, da bei ihnen ein passiver Transport durch den Wind leicht möglich ist. Allerdings

muß hervorgehoben werden, daß gerade bei den alpicolen Arten eine Tendenz zur Reduktion der Flügel, besonders im weiblichen Geschlechte, festzustellen ist. Um so geeigneter in jeder Beziehung sind ein Großteil der alpicolen Coleopteren, die den oben festgelegten Bedingungen fast wortwörtlich entsprechen. Ich stütze mich im folgenden daher nur auf diese.

Eine Durchsicht des Systems der *Coleoptera* zeigt, daß 10 Gattungen bzw. Teile von solchen (da die alpicolen Arten einer Gattung sich vielfach in einer oder wenigen Untergattungen oder Artengruppen vereinigt finden) den obigen Bedingungen entsprechen (Tab. 1). Einige weitere Gattungen (*Carabus* LIN., *Leptusa* KR., *Sipalia* REY, *Chrysochloa* HOPE) wären zwar ebenfalls, wenigstens in einzelnen Untergattungen, geeignet, doch ist leider unsere Kenntnis ihrer Systematik und der geographischen Verbreitung ihrer Arten gegenwärtig noch zu gering, als daß sie herangezogen werden könnten.

Tabelle 1.
Die systematische Stellung der Alpicolen und ihre prozentuelle Häufigkeit innerhalb einer Verwandtschaftsgruppe.

Familie	Gattung	Untergattung, Artengruppe		Alpicole Arten	Im Alpengebiet heimische Arten	Prozentsatz der alpicolen Arten
Carabidae	*Cychrus* FBR.	.		7	9	77,8 %
,,	*Nebria* LATR.	*Nebriola* DAN.	9	28	28	100,0 %
		Oreonebria DAN.	8			
		Alpaeus BON.	11			
,,	*Trechus* CLAIRV.	*Trechus* s. str.		47	59	79,7 %
,,	*Amara* BON.	*Leiromorpha* GGLB.	6	13	13	100,0 %
		Leirides PUTZ.	7			
,,	*Pterostichus* BON.	*Pterostichus* s. str.	32	33	42	78,6 %
		Calopterus CHD.	1			
,,	*Platynus* BON.	*Platynus* s. str.		5	6	83,4 %
Scarabaeidae	*Aphodius* ILL.	*Agolius* MULS.	6	9	9	100,0 %
		Neagolius KOSH.	3			
Chrysomelidae	*Crepidodera* CHEVR.	Dunkle Arten		12	15	80,0 %
Curculionidae	*Otiorrhynchus* GERM.	*Otiorrhynchus* s. str.	56	+1 93	135	68,9 %
		Dorymerus SEIDL.	34			
		Tyloderes SCHÖNH.	2			
,,	*Dichotrachelus* STIERL.	.		21	21	100,0 %
				268	337	79,5 %

Die höhlenbewohnenden Arten lasse ich vorderhand außer acht, da sie hinsichtlich ihrer Verbreitung in neuester Zeit eingehend von HOLDHAUS (1932) studiert wurden. Ich werde jedoch am Schlusse die Resultate von HOLDHAUS heranziehen.

Außerdem fänden sich noch zahlreiche, im System verstreute Arten, die verwendbar wären, die ich aber eben wegen ihrer isolierten Stellung nicht herangezogen habe. Ich will jedoch gleich hier feststellen, daß auch sie alle zu den gleichen Resultaten führen wie die im folgenden bearbeiteten Gattungen.

Auf den ersten Blick scheint es sehr verlockend, auch die geographischen Rassen, in die zahlreiche alpicole Arten aufgespaltet werden konnten, mitheranzuziehen. Bei eingehenderem Studium zeigte es sich jedoch, daß die Nachteile, die dabei in Kauf zu nehmen waren, die erzielten Vorteile bei weitem überwogen. Die Gliederung der alpicolen Arten in einzelne geographische Rassen ist leider erst in sehr ungleichem Ausmaße durchgeführt. Während einzelne Arten eingehend untersucht wurden und sich in scharf geschiedene geographische Rassen teilen ließen, ist dies bei anderen noch nicht gelungen. Die aufgestellten Rassen gehen bei diesen in den Grenzgebieten vollkommen ineinander über und sind vielfach nur sehr schlecht zu unterscheiden. Bei einer großen Zahl von Arten ist die Aufspaltung in geographische Rassen überhaupt noch nicht begonnen — obwohl zum Teil sicherlich möglich — oder erst sehr ungleichmäßig durchgeführt. Ferner wurden diese geographischen Rassen meist erst in letzter Zeit aufgestellt, ihr Verbreitungsgebiet ist daher viel ungenauer bekannt, als das der gesamten Art, da sich die älteren Angaben vielfach nicht mit Sicherheit einer der geographischen Rassen zuordnen lassen. Es müßten daher alle diese Angaben vernachlässigt werden, wodurch wieder die Genauigkeit unserer Kenntnis der Verbreitung der betreffenden Art sehr leiden würde. Ich habe es daher vorgezogen, die geographischen Rassen nicht gesondert zu behandeln, sondern stets mit der Verbreitung der gesamten Art zu arbeiten.

Um die überaus mannigfaltige Verbreitungsweise dieser Alpicolen — kaum zwei zeigen ein wirklich identisches Vorkommen — einer Auswertung zugänglich zu machen und anschaulich vor Augen führen zu können, war es nötig, die Alpen in eine Reihe von Bezirken einzuteilen, deren Abgrenzung tunlichst den natürlichen Grenzen der einzelnen Gebirgsgruppen zu folgen hatte, um mit Hilfe dieser Bezirke das Material in Tabellen und Kurven anordnen

zu können. Fig. 1 zeigt, wie dies durchgeführt wurde. Der gesamte Alpenbogen wurde in 12 Kolumnen zerlegt, die von Westen nach

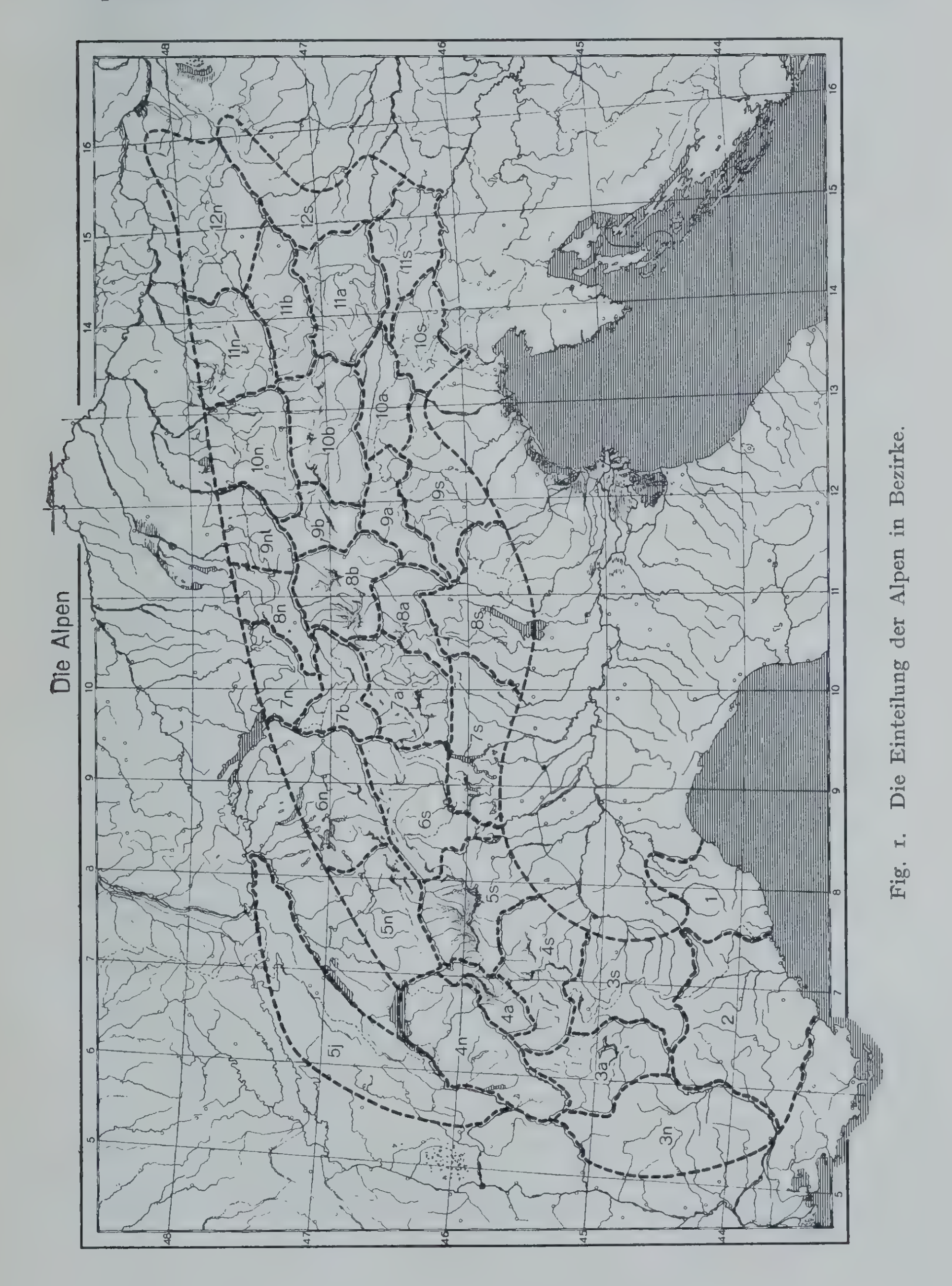


Fig. 1. Die Einteilung der Alpen in Bezirke.

Osten mit den arabischen Ziffern 1—12 bezeichnet wurden. Mit Ausnahme des westlichen Endes der Alpen war es ferner möglich, durch Ausnutzung der großen Talfurchen, wenigstens zwei Zonen, eine nördliche (n: Nordalpen) und eine südliche (s: Südalpen) zu trennen[1]), vielfach mußten dazwischen noch eine oder sogar zwei eingeschobene Zonen (a, b: südliche und nördliche zentrale Alpen) unterschieden werden. Außerdem wurde noch der Jura als besondere Zone (j) angegliedert.

Die einzelnen Bezirke wurden bezeichnet nach ihrer Zugehörigkeit zu den einzelnen Kolumnen und Zonen.

Die Umgrenzung der Bezirke ist folgende:

A. Westalpen.

Bezirk 1: Ligurische Alpen. Savona, Coll'del Altare, Bormida — Roja, Col di Tenda, Vermenagua.

Bezirk 2: Meeralpen, Basses Alpes. Roja, Col di Tenda, Vermenagua — Durance, Ubaye, Ubayette, Col de Larche, Stura.

Bezirk 3n: Südliche Französische Kalkalpen. Durance, Gap, Drac, Isère.

Bezirk 3a: Dauphiné-Alpen. Gap, Durance, Guisane, Col du Galibier, Valloire, Arc, Isère, Drac.

Bezirk 3s: Cottische Alpen. Stura, Col de Larche, Ubayette, Ubaye, Durance, Guisane, Col du Galibier, Valloire, Arc, Col du Mont Cenis, Dora Riparia.

Bezirk 4n: Nördliche Französische Kalkalpen. Isère, Arly, Arve, Col des Montets, Val du Berard, Trient, Rhone.

Bezirk 4a: Mont Blanc-Gruppe. Isère, Kleiner St. Bernhard, Dora Baltea, Col de Ferret, Val Ferret, Val Entremont, Rhone, Trient, Val du Berard, Col des Montets, Arve, Arly.

Bezirk 4s: Grajische Alpen. Dora Riparia, Col du Mont Cenis, Arc, Isère, Kleiner St. Bernhard, Dora Baltea.

Bezirk 5j: Jura. Rhone — Rhein.

Bezirk 5n: Berner Alpen. Rhone, Grimsel-Paß, Aare, Waldemme.

Bezirk 5s: Penninische Alpen. Dora Baltea, Col de Ferret, Val Ferret, Val Entremont, Rhone, Simplon-Paß, Val Divedro, Toce, Lago d'Orta.

Bezirk 6n: Urner und Glarner Alpen. Waldemme, Aare, Grimsel-Paß, Furka-Paß, Reuß, Oberalp-Paß, Vorderrhein, Rhein.

Bezirk 6s: Lepontinische Alpen. Lago d'Orta, Toce, Val Divedro, Simplon-Paß, Rhone, Furka-Paß, Reuß, Oberalp-Paß, Vorderrhein, Hinterrhein, Splügen-Paß, Val S. Giacomo, Mera, Nordende des Lago di Como, Bellinzona, Lago Maggiore.

---

1) Zur Vereinfachung wurde dabei der Alpenbogen gerade west-östlich ausgestreckt gedacht, so daß im folgenden auch in den nach Süden umgebogenen Französischen Alpen von einer nördlichen (eigentlich westlichen) und südlichen (eigentlich östlichen) Zone gesprochen wird.

B. Ostalpen.

Bezirk 7n: Allgäuer Alpen. Rhein, Ill, Klostertal, Flexen-Paß, Lechtal.

Bezirk 7b: Rhätische Alpen. Rhein, Hinterrhein, Albula-Tal, Davos, Flüela-Paß, Inn, Sanna, Rosanna, Arlberg-Paß, Klostertal, Ill.

Bezirk 7a: Bernina, Albula-Gruppe. Hinterrhein, Splügen, Val S. Giacomo, Mera, Adda, Stilfser Joch, Sulden-Tal, Etsch, Reschen-Scheideck, Inn, Flüela-Paß, Davos, Albula-Tal.

Bezirk 7s: Mte. Generoso, Bergamasker Alpen. Lago Maggiore, Bellinzona, Nordende des Lago di Como, Adda, Aprica-Paß, Edolo, Oglio, Lago d'Iseo.

Bezirk 8n: Lechtaler Alpen. Lech-Tal, Flexen-Paß, Arlberg-Paß, Rosanna, Sanna, Inn, Seefeld-Sattel, Isartal, Walchensee, Loisach.

Bezirk 8b: Oetztaler, Stubaier und Sarntaler Alpen. Reschenscheideck, Etsch, Eisack, Brenner-Sattel, Wippach, Inn.

Bezirk 8a: Ortler-Gruppe. Sulden-Tal, Stilfser Joch, Adda, Aprica-Paß, Edolo, Oglio, Tonale-Paß, Noce, Etsch.

Bezirk 8s: Etschbuchtgebirge. Lago d'Iseo, Oglio, Tonale-Paß, Noce, Etsch, Trient, Val Sugana.

Bezirk 9n: Nordtiroler Kalkalpen. Loisach, Walchensee, Isar, Seefeld-Sattel, Inn.

Bezirk 9b: Zillertaler Alpen. Wippach, Brenner-Sattel, Eisack, Rienz, Bruneck, Ahrn-Tal, Birnlücke, Krimml-Tal, Gerlos-Platte, Gerlos-Tal, Ziller-Tal, Inn.

Bezirk 9a: Nördliche Dolomiten. Rienz, Eisack, Etsch, Fassa-Tal, Pordoi-Joch, Cordevole, Falzarego-Paß, Cortina d'Ampezzo, Boite, Piave, Padola-Tal, Kreuzberg-Paß, Sexten-Tal, Innichen.

Bezirk 9s: Südliche Dolomiten, Venetianer Alpen. Val Sugana, Trient, Etsch, Fassa-Tal, Pordoi-Joch, Cordevole, Falzarego-Paß, Cortina d'Ampezzo, Boite, Piave, Passo di Mauria, Tagliamento.

Bezirk 10n: Kalk- und Schieferalpen zwischen Inn und Salzach. Inn, Ziller-Tal, Gerlos-Tal, Gerlos-Platte, Salzach.

Bezirk 10b: Hohe Tauern. Krimml-Tal, Birnlücke, Ahrn-Tal, Bruneck, Rienz, Drau, Lieser-Tal, Katschberg-Paß, Mur, Mur-Törl, Groß-Arl-Tal, Salzach.

Bezirk 10a: Gailtaler und Karnische Alpen. Sexten-Tal, Kreuzberg-Paß, Padola-Tal, Piave, Passo di Mauria, Tagliamento, Fella-Tal, Gail, Drau.

Bezirk 10s: Julische Alpen. Tagliamento, Fella-Tal, Wurzener-Save, Save, Pöllander Zeier, Idria, Isonzo.

Bezirk 11n: Kalk- und Schieferalpen zwischen Salzach und Pyhrn-Paß. Salzach, Wagrainer-Sattel, Enns, Pyhrn-Paß, Teichl-Bach, Steyr.

Bezirk 11b: Niedere Tauern. Groß-Arl-Tal, Mur-Törl, Mur, Liesing-Tal, Schober-Paß, Palten-Tal, Enns.

Bezirk 11a: Gurktaler und Seetaler Alpen. Katschberg-Paß, Lieser-Tal, Drau, Lavant-Tal, Obdacher-Sattel, Granitzen-Bach, Mur.

Bezirk 11s: Karawanken, Steiner Alpen. Drann, Mißling, Drau, Gail, Gailitz, Wurzener Save, Save.

Bezirk 12n: Kalkalpen östlich des Phyrn-Passes. Steyr, Teichl-Bach, Phyrn-Paß, Enns, Paltental, Schober-Paß, Liesing-Tal, Mur, Mürz, Semmering Schwarza.

Bezirk 12s: Steirisches Randgebirge. Schwarza, Semmering, Mürz, Mur, Granitzen-Bach, Obdacher-Sattel, Lavant-Tal, Drau, Mißling, Drann.

Mit Hilfe dieser 35 Bezirke, die weitestgehend natürlichen Gebirgsgruppen entsprechen, konnte nun die Verbreitung der einzelnen Alpicolen in Tabellen dargestellt werden, so zwar, daß eine Art in einem Bezirk als vorkommend angenommen wurde, wenn sie von einer einzigen Stelle desselben mit Bestimmtheit nachgewiesen war. Auf diese Weise ließ sich ohne weiteres die Zahl der Alpicolen eines Bezirkes ermitteln und, indem man die Bezirke einer Zone oder Kolumne zusammenfaßte, auch das Besiedelungsverhältnis in Kurvenform aufzeigen. Es war notwendig, sowohl mit Tabellen als auch mit Kurven zu arbeiten, da diese allein ein wirklich anschauliches Bild von der Verteilung der Alpicolen in den Alpen geben, jene dagegen die Unterschiede in der Verbreitungsweise der einzelnen Alpicolen in den verschiedenen Teilen der Alpen zeigen, die aus den Kurven nicht herauszulesen sind.

Tabelle 2.

Anzahl, Besiedlungszahl und durchschnittliche Dichte der Alpicolen in den West- und Ostalpen.

	Anzahl						Besiedelungszahl				Durchschnittliche Dichte pro Bezirk					
	Endemiten			Epidemiten			Endemiten		Alpicole		Endemiten			Alpicole		
	Westalpen	unentschieden[1]	Ostalpen	Westalpen	unentschieden	Ostalpen	Westalpen	Ostalpen	Westalpen	Ostalpen	Westalpen	Alpen	Ostalpen	Westalpen	Alpen	Ostalpen
Amara . . .	6	0	7	0	0	0	9	14	9	14	0,75	0,68	0,64	0,75	0,68	0,64
Aphodius . .	3	0	5	0	0	1	9	12	14	29	0,75	0,62	0,54	1,17	1,26	1,32
Crepidodera .	4	1	3	2	2	0	18	17	49	58	1,50	1,03	0,77	4,08	3,15	2,64
Cychrus . .	4	0	2	0	1	0	9	8	13	22	0,75	0,50	0,36	1,08	1,00	0,95
Dichotrachelus	13	0	8	0	0	0	27	18	27	18	2,25	1,32	0,82	2,25	1,32	0,82
Nebria . . .	14	1	11	0	1	1	43	43	55	82	3,58	2,53	1,95	4,58	4,03	3,73
Otiorrhynchus	24	2	54	2	2	9	69	151	153	359	5,75	6,47	6,86	12,75	15,06	16,31
Platynus . .	4	0	1	0	0	0	11	3	11	3	0,92	0,41	0,14	0,92	0,41	0,14
Pterostichus .	18	1	10	0	2	2	56	33	79	80	4,67	2,62	1,50	6,58	4,68	3,64
Trechus . . .	16	1	30	0	0	0	25	78	29	78	2,08	3,03	3,54	2,08	3,03	3,54
	106	6	131	4	8	13	276	376	435	742	23,00	19,18	17,09	36,24	34,62	33,73

1) Ist eine Art in den West- und Ostalpen über die gleiche Anzahl von Kolummen verbreitet, so ist eine Entscheidung über die Zugehörigkeit zur west- oder ostalpinen Fauna nicht zu treffen. Ich ordne sie dann an diese Stelle ein.

Als Besiedlungszahl eines Bezirkes verstehe ich die Anzahl der in dem Bezirke nachgewiesenen Alpicolen. Sie ist für die einzelnen Gattungen bzw. für die Gesamtheit der behandelten Formen in den letzten beiden Zeilen der betreffenden Tabellen zusammengestellt. Die Besiedlungszahl eines größeren Bereiches (Gesamte Alpen, Westalpen, Ostalpen) ist gleich der Summe der Werte der Besiedlungszahlen in den einzelnen zugehörigen Bezirken. Die durchschnittliche Dichte pro Bezirk eines größeren Bereiches wird berechnet als Quotient der Besiedlungszahl des Bereiches durch die Zahl der umfaßten Bezirke. Durch Gegenüberstellung der durchschnittlichen Besiedlungszahlen verschiedener größerer Bereiche (in diesem Falle ist das Verhältnis Westalpen zu Ostalpen von besonderem Interesse) läßt sich der Grad der Verbreitung der behandelten Gattung usw. in den einzelnen Bereichen ziemlich fehlerfrei feststellen (Tab. 2).

Die Verbreitungsbilder der einzelnen Arten entstammen zum großen Teil den Belegen der überaus reichhaltigen Coleopterensammlung des Wiener Naturhistorischen Museums und wurden ergänzt und vervollständigt durch zahlreiche Angaben in der Literatur. (Vgl. Literaturverzeichnis.)

3. Die Alpen während der Eiszeit.

Die Geologen unterscheiden in den Alpen vier Perioden starker Eisbedeckung während des Quartärs, die als Mindel-, Günz-, Riß- und Würm-Eiszeit bezeichnet werden und durch verschieden lange Interglazialzeiten getrennt wurden, während deren in den Alpen ein Klima herrschte, das sogar etwas wärmer war als das gegenwärtige. Das Aussehen der Alpen während dieser vier Glazialperioden war im wesentlichen vollkommen gleich, nur im Vorstoß der Gletscher, in der Lage der Gletscherzungen und der Schneegrenze zeigten sich kleine Unterschiede. Da für die Beurteilung der gegenwärtigen zoogeographischen Verhältnisse die jüngsten geologischen Vorgänge weitaus die größte Bedeutung haben, werde ich im folgenden eine kurze Schilderung des Aussehens der Alpen während der letzten (Würm-) Eiszeit geben. Von besonderem Vorteil ist es hierbei, daß wir gerade über diese letzte Eiszeit durch die Untersuchungen von PENCK-BRÜCKNER (1909), auf die ich mich auch hauptsächlich stütze, sehr genau orientiert sind.

Die Ursache der Glazialperioden waren Klimaverschlechterungen von etwa 3—4° C gegenüber dem gegenwärtigen Jahres-

mittel. Diese hatten eine Senkung der Schneegrenze, jener Linie, oberhalb welcher der Schnee während des ganzen Jahres nicht völlig abschmilzt, um ungefähr 1200 m zur Folge. Dadurch wieder wurde das Nährgebiet der Gletscher ungeheuer vergrößert, sie stießen mächtig vor und reichten mit ihren Gletscherzungen zum Teil weit in das Alpenvorland hinaus. Auf der beigegebenen Kartenskizze, die in groben Zügen das Aussehen der Alpen während der Würm-Eiszeit andeuten soll, ist die Schneegrenze als rote Linie, die Grenze der aperen, d. h. schneefreien Teile der Gletscher, durch eine blaue Linie angegeben.

Die Schneegrenze während der Würm-Eiszeit (Tab. 3) verlief nicht gleichmäßig, sondern lag am Nordrande und im östlichen Teile des Südrandes der Alpen besonders niedrig, während sie in den dazwischen liegenden Teilen des Alpenrandes beträchtlich höher stieg. Ganz ähnlich ist auch der Verlauf der gegenwärtigen Schneegrenze, die fast überall etwa 1200 m über der eiszeitlichen zu finden ist. Gegen das Alpeninnere stieg die Schneegrenze, wie auch heute, allmählich an. Entsprechend der tiefen Lage der Schneegrenze am Nordrande der Alpen war auch die Vergletscherung hier am stärksten. Gewaltige Eisströme füllten die Täler und vereinigten sich über die zum Teil unter dem Niveau der Eisoberfläche gelegenen Sättel zu einem mächtigen Eisstromnetz, über das nur die Gipfel und Grate herausragten. Entprechend dieser mächtigen Entwicklung der Gletscher im Inneren der Nordalpen war auch die Größe der Gletscherzungen eine bedeutende. Sie reichten weit in das nördliche Alpenvorland hinaus und verschmolzen hier zu einer einheitlichen Vorlandvergletscherung. In den übrigen Teilen der Alpen war die Entwicklung der Gletscher eine wesentlich geringere, nur im Gebiet der insubrischen Seen kam es zur Verschmelzung der Gletscherzungen einiger benachbarter Gletscher, also zur Andeutung einer Vorlandvergletscherung, die aber das eigentliche Vorland selbst kaum erreichte. Sonst blieben die Gletscherzungen überall isoliert (vgl. die Kartenskizze).

Auch der Abstand der Waldgrenze von der Schneegrenze während der Eiszeit konnte festgestellt werden auf Grund paläontologischer Funde in den Moränen und Schotterablagerungen der Glazialperioden. PENCK-BRÜCKNER (1909) setzen sie 600 bis 800 m unter der Schneegrenze an, ein Abstand, der den gegenwärtigen Verhältnissen vollkommen entspricht. Die ungefähre

Tabelle 3.
Die Lage der Schnee- und Waldgrenze während der Würm-Eiszeit.

	Schneegrenze	Baumgrenze
Nordrand der Alpen östlich des Rhein . . .	1000 m	200 m
Helvetische Vergletscherung am Außensaum .	1000 m	200 m
„ „ „ Alpenrand .	1200 m	400 m
Vercors	1400 m	600 m
Devoluy	1700 m	900 m
Südrand der Meeralpen	1700 m	900 m
Cottische, Grajische Alpen	1700—1900 m	1000 m
Biella, Insubrische Seen, Bergamasker Alpen	1600—1800 m	900 m
Gardasee	1700 m	900 m
Venetianer Alpen	1400 m	600 m
Tagliamento	1300 m	500 m
Save	1400 m	600 m
Steiner Alpen	1500 m	700 m
Gurktaler Alpen	1900 m	1100 m
Seetaler Alpen	1800 m	1000 m
Koralpe	1800 m	1000 m
Gleinalpe	1700 m	900 m
Rottenmanner Tauern	1600 m	800 m
Hochschwab	1400 m	600 m
Schneeberg	1250 m	400 m

Lage der Waldgrenze gibt ebenfalls Tab. 3 an, wobei möglichst strenge vorgegangen und durchwegs 800 m als Abstand angenommen wurde, um auf alle Fälle zu verhindern, daß etwa unbewaldetes Gebiet zum Waldland gerechnet würde.

Für die Beurteilung des Einflusses der Eiszeit auf die Fauna der Alpen ist es von größter Bedeutung, in welchen Teilen der Alpen sich die präglaziale Fauna während der Eiszeit erhalten konnte und in welchen sie vollständig vernichtet wurde. Diese Entscheidung fällt an Hand der beiliegenden Kartenskizze nicht schwer. In jenen Teilen der Alpen, die während der Würm-Eiszeit vollständig von Eis und ewigem Schnee bedeckt waren, also im größten Teil der zentralen Alpen von den Bergen des Dauphiné bis zu den westlichen Niederen Tauern und in den Nordalpen zwischen Isère und Salzach, mußte die Fauna vollständig zerstört werden, während am West-, Süd- und Ostrande der Alpen für sie die Möglichkeit bestand, sich in den während des Sommers schneefreien Randgebieten zu erhalten und von hier aus in postglazialer Zeit ins Innere vorzudringen, soweit nicht Täler und tiefe Sättel ihrem Vordringen eine Schranke in den Weg legten. Die in dieser

Randzone gelegenen Gebirgsgruppen werden schon seit langem eben wegen ihrer möglichen Bedeutung als Zufluchtsorte der präglazialen Fauna während der Eiszeit ,,Massifs de refuge" genannt, ihre Gesamtheit bezeichne ich als ,,Zone de refuge".

4. Die alpicole Fauna der Alpen und ihre Beziehungen zur Eiszeit.

Die alpicole Fauna der Alpen erweist sich auf den ersten Blick aus zwei ganz verschiedenen Elementen zusammengesetzt, die sich in den allermeisten Fällen nach Art ihrer Verbreitung sofort trennen lassen. Die Arten der ersteren, weitaus interessanteren und größeren Gruppe sind meist wenig weit verbreitet und kommen nur in einem oder in wenigen, nie aber in mehr als 10 Bezirken vor. Ist die Zahl der besiedelten Bezirke relativ groß, dann liegen diese fast stets in einer mehr minder langen Reihe, das Vorkommen ist bandförmig. Wegen der meist sehr geringen Verbreitung bezeichne ich diese Arten als Endemiten.

Anders liegen die Verhältnisse bei der zweiten, bedeutend kleineren Gruppe von Arten; diese sind stets weit verbreitet und besiedeln eine große Anzahl von Bezirken, die fast immer kompakt angeordnet sind, das Verbreitungsareal ist also abgerundet. Meist besiedeln sie den östlichen oder westlichen Teil der Alpen zur Gänze oder doch zum größten Teil, oft reicht ihre Verbreitung noch wesentlich weiter. Ich nenne sie deshalb Epidemiten.

Wegen ihrer meist geringen Neigung zur Rassenbildung, weiten Verbreitung und großen Häufigkeit haben die Epidemiten für den Systematiker viel weniger Interesse als die Endemiten. In den Sammlungen und in der Literatur finden sich daher nur spärliche Belege für ihr Vorkommen, und es ist mir nicht möglich gewesen, im folgenden das Verbreitungsareal der Epidemiten so genau zu umgrenzen wie das der meisten Endemiten. Alle Bezirke, für die ich keine Belege fand, habe ich frei gelassen, auch wenn die Art darin sicherlich vorkommt.

Eine etwas andere, genauere Definition dieser beiden Gruppen der Alpicolen wird sich am Schlusse dieses Kapitels auf Grund der gefundenen Resultate ergeben.

Ich bespreche jetzt die Verbreitung der Alpicolen der einzelnen Gattungen möglichst kurz, um dann am Schlusse gemeinsam die Resultate hervorheben zu können. Da ich nicht mit einigen wenig

charakteristischen Fällen beginnen will, reihe ich die Gattungen nicht nach dem System, sondern nehme zur Einführung einige besonders augenfällige Beispiele voraus.

a) Die Gattung *Trechus* CLAIRV.

(Tab. 4, Fig. 2.)

Von den im Gebiet der Alpen vorkommenden 59 Arten sind 47 richtige Alpicole (79,7 %), die restlichen 12 (20,3 %) leben in den Tälern oder kommen wenigstens auch in diesen vor.

Einige höchstwahrscheinlich falsche Verbreitungsangaben, die in die Tabelle nicht aufgenommen wurden, sind folgende:

Tr. glacialis HEER. Sengsengebirge (12n) [GANGLBAUER][1]).

Tr. limacodes DEJ. Hochschwab (12n) [JEANNEL].

Tr. ovatus PUTZ. Zirbitzkogel (11a), Obir (11s) [JEANNEL].

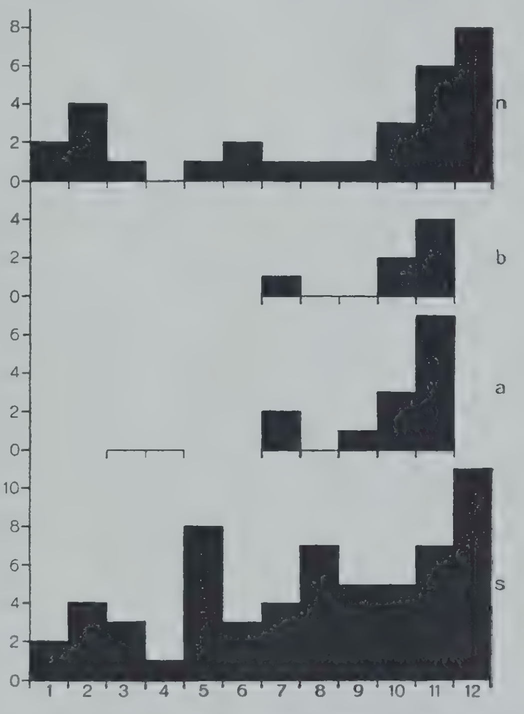


Fig. 2. Die Gattung *Trechus* CLAIRV. Häufigkeitskurven der Alpicolen in den einzelnen Zonen der Alpen (vgl. Fig. 1). Ordinaten: Anzahl der Arten; Abszissen: Bezirke.

Die Gattung ist, wie sich sowohl aus der Anzahl der Arten, als auch aus der durchschnittlichen Dichte ergibt, in den Ostalpen weitaus verbreiteter (vgl. Tab. 2).

Sehr auffallend ist ohne weiteres die Armut an Alpicolen in den mittleren Teilen der Nordalpen, sowie im Alpeninneren im Gegensatz zu den reich besiedelten Randteilen im Westen (Kolumne 1 und 2), Süden (Zone s) und Osten (Kolumne 11 und 12). Dazu ist noch zu bemerken, daß die wenigen Belege für

1) In der eckigen Klammer gebe ich die Quelle für die betreffenden Angaben an.

Tabelle 4. Die Verbreitung der alpicolen

		Westalpen												
		1	2	3 n	3 a	3 s	4 n	4 a	4 s	5 j	5 n	5 s	6 n	6 s
1	*alpicola* STRM.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
2	*Artemisiae* PUTZ.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
3	*Aubei* PAND.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
4	*Caprai* JEANN.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
5	*consobrinus* DAN.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
6	*constrictus* SCHAUM	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
7	*Delarouzei* PAND.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	*elegans* PUTZ.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
9	*glacialis* HEER	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
10	*gracilitarsis* DAN.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
11	*grandis* GGLB.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
12	*Hampei* GGLB.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
13	*insubricus* DAN.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
14	*laevipes* JEANN.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
15	*langobardus* PUTZ.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
16	*latus* PUTZ.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
17	*lepontinus* GGLB.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
18	*limacodes* DEJ.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
19	*longulus* DAN.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
20	*maritimus* DEV.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
21	*Meschniggi* JEANN.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
22	*modestus* PUTZ.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	+
23	*Montis-Rosae* JEANN.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
24	*noricus* MEIXN.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
25	*ochreatus* DEJ.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
26	*ovatus* PUTZ.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
27	*pallidulus* GGLB.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
28	*Pertyi* HEER	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.
29	*Pinkeri* GGLB.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
30	*pseudopiceus* DAN.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
31	*pumilus* JEANN.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
32	*Putzeysi* PAND.	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
33	*pygmaeus* DAN.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
34	*regularis* PUTZ.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
35	*rotundatus* DEJ.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
36	*rotundipennis* DUFTSCH.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
37	*Rudolphi* GGLB.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
38	*salassus* JEANN.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
39	*Schaumi* PAND.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
40	*silvicola* DAN.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
41	*sinuatus* SCHAUM	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
42	*Strasseri* GGLB.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
43	*stricticollis* JEANN.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
44	*strigipennis* KIESW.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
45	*tenuilimbatus* DAN.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
46	*vallestris* DAN.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
47	*Wagneri* GGLB.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	47 Alpicole = Endemiten	2	4	1	0	3	0	0	1	0	1	8	2	3

Arten der Gattung *Trechus* Clairv.

Ostalpen																					
7 n	7 b	7 a	7 s	8 n	8 b	8 a	8 s	9 n	9 b	9 a	9 s	10 n	10 b	10 a	10 s	11 n	11 b	11 a	11 s	12 n	12 s
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	+	+	+	+	+
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	+	+
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.
+	+	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+	+
.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	+	+	.	+
.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	+	+
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	+	+
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.
1	1	2	4	1	0	0	7	1	0	1	5	3	2	3	5	6	4	7	6	8	11

das Vorkommen von Endemiten in den mittleren Nordalpen (5n—9n, 7b) sich lediglich auf zwei Arten beziehen, von denen besonders die eine (*Tr. glacialis* HEER) sehr weit verbreitet ist. Die relativ starke Besiedlung der Bernina (7a) ist darauf zurückzuführen, daß zwei Arten, die sonst auf die südliche Randzone beschränkt sind, noch auf diesen Bezirk übergreifen. Die Armut an Endemiten in den Grajischen Alpen (4s) läßt sich vielleicht durch den großen Reichtum gerade dieses Bezirkes an Alpicolen anderer Gattungen erklären.

Epidemiten finden sich in dieser Gattung nicht.

b) Die Gattung ***Pterostichus*** BON.

(Tab. 5, Fig. 3.)

Die alpicolen Arten dieser sehr großen Gattung finden sich fast durchwegs in den Untergattungen *Pterostichus* s. str. und *Calopterus* CHD., weshalb nur diese Arten herangezogen, vereinzelte Alpicole in anderen Untergattungen aber außer acht gelassen wurden. Von den 42 im Alpengebiet gefundenen Arten dieser beiden Untergattungen sind wieder 33 (78,6 %) echte Alpicole.

Einige Verbreitungsangaben wurden wegen ihrer Zweifelhaftigkeit nicht in die Tabelle aufgenommen:

Pt. Kokeili MILL. Misox (Tessin, 6s) [STIERLIN]. Dieses Vorkommen wäre im Anschluß an das in den Oetztaler Alpen (8b) wohl möglich, da das dazwischenliegende Gebiet noch nicht allzu genau exploriert ist. Da die Angabe jedoch in neuerer Zeit meines Wissens nicht erneut wurde, stelle ich sie unter die Dubiosa.

Pt. maurus DUFT. Vorarlberg (7n, b) [A. I. MÜLLER].

Pt. Panzeri PANZ. Grajische Alpen (4s), Großer St. Bernhard (5s) [LUIGIONI], Zirbitzkogel (11a) [HOFFMANN].

Pt. pedemontanus GGLB. Grajische Alpen (4s) [LUIGIONI].

Pt. Selmanni DUFT. Zirbitzkogel (11a) [SCHAUBERGER].

Pt. Yvani DEJ. Ligurische Alpen (1) [LUIGIONI].

Die Alpicolen dieser Gattung sind in den Westalpen viel verbreiteter, wie sich sowohl aus der durchschnittlichen Dichte, als auch aus der Artzahl erkennen läßt (vgl. Tab. 2).

Auch in diesem Falle läßt sich die Armut an Endemiten im mittleren Teil der Nordalpen und im Alpeninneren ohne Schwierigkeiten erkennen, ein rasches Abnehmen der Endemiten in den Schweizer Nordalpen (5n) bis zu einem völlig devastierten Gebiet (6n—10n). Dieses ist, entsprechend der stärker westlichen Verbreitung dieser Gattung gegenüber dem der vorhergehenden Gattung etwas nach Osten verschoben. Dies macht sich auch in den zentralen

Alpen bemerkbar, indem sich in den Dauphiné-Alpen (3a) noch eine beträchtliche Zahl an Endemiten findet im Gegensatz zu den übrigen Bezirken. Sehr charakteristisch für diese Verbreitungslücke ist auch das Wiederauftreten einer auf den Ostrand der Alpen beschränkten Art im Jura und in den französischen Kalkalpen, wenn auch in einer besonderen Rasse (*Pt. Selmanni* DUFT.), sowie das Vordringen einer westlichen Art in den Jura, während sie in den Schweizer Nordalpen fehlt (*Pt. Hagenbachi* STRM.).

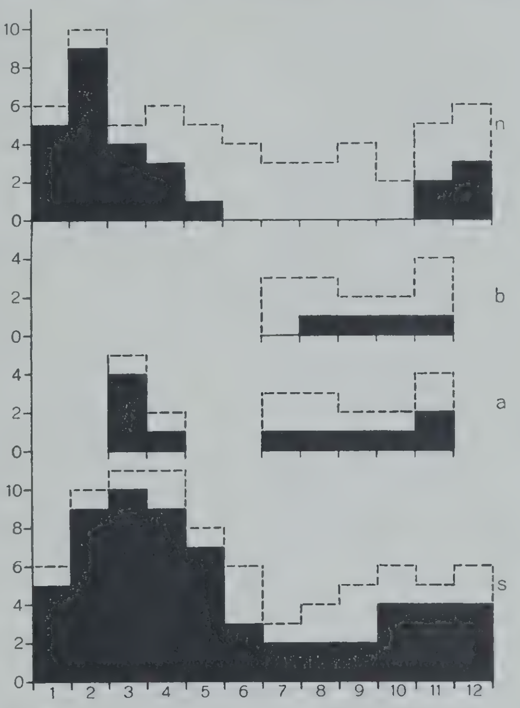


Fig. 3. Die Gattung *Pterostichus* BON. Häufigkeitskurven der Alpicolen in den einzelnen Zonen der Alpen (vgl. Fig. 1). Ordinaten: Anzahl der Arten; Abszissen: Bezirke; ■ Endemiten, □ Epidemiten.

Am Südrand der Alpen findet sich zwischen Lago Maggiore und Tagliamento zwar ebenfalls eine Depression, doch ist sie bei weitem nicht so ausgeprägt wie am Nordrand.

Von den Endemiten gliedern sich auf den ersten Blick vier Arten durch ihr ganz anderes, viel ausgedehnteres Vorkommen ab (*Pt. Jurinei* PANZ., *maurus* DUFT., *multipunctatus* DEJ., *Panzeri* PANZ.); sie sind als Epidemiten zu bezeichnen. Sehr charakteristisch für ihre Verbreitung ist, daß sie meist keinerlei Andeutung der bei den Endemiten so auffälligen Verbreitungslücke in den mittleren Nordalpen und den Zentralalpen zeigen, oder aber gerade diese Verbreitungslücke besiedeln, wie am schönsten bei *Pt. Panzeri* PANZ. zu sehen ist. Auch *Pt. maurus* DUFT. weist ein ähnliches Vorkommen auf, doch findet sich eine, wenn auch wesentlich verkleinerte, an die Verhältnisse bei den Endemiten erinnernde Verbreitungslücke (7n, 8n) vor. Es macht den Eindruck, als hätte diese Art, durch

Tabelle 5. Die Verbreitung der alpicolen Arten der Gattung (2): Untergattung

		Westalpen												
		1	2	3 n	3 a	3 s	4 n	4 a	4 s	5 j	5 n	5 s	6 n	6 s
1	*Bertarinii* GGLB. (1) . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
2	*bicolor* ARAG. (1)	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
3	*cribratus* DEJ. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+
4	*dilatatus* VILLA (1) . . .	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
5	*Durazzoi* VILLA (1) . . .	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	*externepunctatus* DEJ. (1)	.	+	+	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.
7	*flavofemoratus* DEJ. (1)	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
8	*grajus* DEJ. (1)	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.
9	*Hagenbachi* STRM. (1) . .	.	+	+	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.
10	*Honnorati* DEJ. (1) . . .	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	.	.	.
11	*impressus* FRM. (1) . . .	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
12	*Jurinei* PANZ. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+
13	*Justusi* REDTB. (1) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
14	*Kokeili* MILL. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
15	*lineatopunctatus* MILL. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
16	*lombardus* DAN. (1) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
17	*maurus* DUFTSCH. (1) . .	+	+	+	+	+	+	.	+	.	+	+	+	.
18	*Mühlfeldi* DUFTSCH. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
19	*multipunctatus* DEJ. (1)	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+
20	*Panzeri* PANZ. (1) . . .	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	.	+	.
21	*parnassius* SCHM. (1) . .	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.
22	*pedemontanus* GGLB. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
23	*pinguis* DEJ. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
24	*planiusculus* CHD. (1) . .	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.
25	*rutilans* HEER (1) . . .	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	+	.	+
26	*Schaschli* CHD. (1) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
27	*Selmanni* DUFTSCH. (2)	.	.	+	+	.	+	.	.	+	.	.	.	.
28	*Spinolae* DEJ. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+
29	*truncatus* DEJ. (1) . . .	.	+	.	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.
30	*vagepunctatus* HEER (1)	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
31	*variolatus* DEJ. (1) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
32	*Yvani* DEJ. (1)	.	+	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.
33	*Ziegleri* DUFTSCH. (1) . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	33 Alpicole	6	10	5	5	11	6	2	11	4	5	9	4	5
	29 Endemiten	5	9	4	4	10	3	1	9	2	1	7	0	3

irgendeinen Einfluß in ihrem Vorkommen auf zwei weit voneinander getrennte Gebiete am West- und Ostende der Alpen be-

Pterostichus Bon. (1): Untergattung *Pterostichus* s. str.; *Calopterus* Chd.

Ostalpen																					
7 n	7 b	7 a	7 s	8 n	8 b	8 a	8 s	9 n	9 b	9 a	9 s	10 n	10 b	10 a	10 s	11 n	11 b	11 a	11 s	12 n	12 s
.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.
.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	+	+	+	+	.	+	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.
+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
+	+	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	+	+
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	+	+	.	.	.	+	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+
.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	+
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	+	+	+	+
3	3	3	3	3	3	3	4	4	2	2	5	2	2	2	6	5	4	4	5	6	6
0	0	1	2	0	1	1	2	0	1	1	2	0	1	1	4	2	1	2	4	3	4

schränkt, hinterher eine Wiederbesiedlung versucht, ohne daß die beiden Verbreitungsareale zu einer Vereinigung gelangt wären.

Tabelle 6. Die Verbreitung der alpicolen Arten der Gattung *Amara* BON.

		Westalpen												
		1	2	3 n	3 a	3 s	4 n	4 a	4 s	5 j	5 n	5 s	6 n	6 s
1	*alpestris* VILLA (2)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
2	*alpicola* DEJ. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	*baldensis* DAN. (2)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	*cardui* DEJ. (2)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
5	*cuniculina* DEJ. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	*Doderoi* BAL. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
7	*frigida* PUTZ. (1)	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	*graja* DAN. (2)	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.
9	*lantoscana* FAUV. (1)	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
10	*nobilis* DUFTSCH. (2)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
11	*psyllocephala* DAN. (2)	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
12	*spectabilis* SCHM. (2)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
13	*Uhligi* HOLDH. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	13 Alpicole = Endemiten	2	3	0	0	1	0	0	1	0	0	2	0	0

c) Die Gattung **Amara** BON.

(Tab. 6, Fig. 4.)

Die alpicolen Arten dieser ebenfalls recht großen Gattung sind zum größten Teil in den Untergattungen *Leiromorpha* GGLB. und *Leirides* PUTZ. zusammengefaßt, weshalb auch nur diese Arten herangezogen wurden. Sämtliche 13 Arten dieser beiden Untergattungen (also 100 %) sind auf die höheren Regionen der Alpen beschränkt.

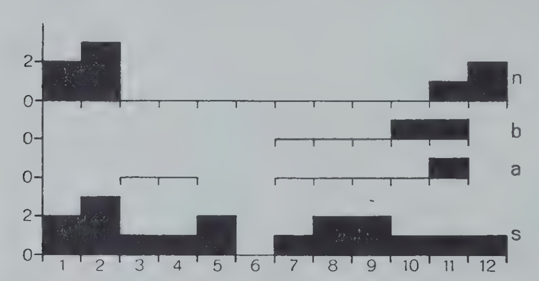


Fig. 4. Die Gattung *Amara* BON. Häufigkeitskurven der Alpicolen in den einzelnen Zonen der Alpen (vgl. Fig. 1). Ordinaten: Anzahl der Arten; Abszissen: Bezirke.

Folgende Angaben wurden außer acht gelassen, da es sich offensichtlich um Irrtümer handelt:

A. alpestris VILLA. Genf (4n) [STIERLIN], Mte Rosa, Macugnaga (5s) [LUIGIONI] [STIERLIN], Obir (11s) [DANIEL].

Die Gattung ist über die West- und Ostalpen gleichmäßig verbreitet, sowohl in der Artenzahl als auch in der durchschnittlichen Dichte ergeben sich keine großen Unterschiede (Tab. 2).

(1): Untergattung *Leiromorpha* Gglb., (2): Untergattung *Leirides* Putz.

Ostalpen																					
7 n	7 b	7 a	7 s	8 n	8 b	8 a	8 s	9 n	9 b	9 a	9 s	10 n	10 b	10 a	10 s	11 n	11 b	11 a	11 s	12 n	12 s
.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	+
.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	2	0	1	0	1	1	1	1	1	2	1

Im Alpeninnern und im mittleren Teil der Nordalpen fehlt die Gattung vollkommen, während sie am ganzen Südrand annähernd gleichmäßig verbreitet ist. Sehr augenfällig ist auch das Auftreten einer Art in den östlichen Bezirken der zentralen Alpen (11b, a, und sogar im östlichsten Teil von 10b), die während der Eiszeit zum Teil der Zone de refuge angehörten.

Epidemiten treten in dieser Gattung nicht auf.

d) Die Gattung ***Cychrus*** Fbr.

(Tab. 7, Fig. 5.)

Diese Gattung umfaßt im Alpengebiet nur 9 Arten, von denen 7 (also 77,8 %) echte Alpicole zu sein scheinen.

Folgende Angaben mußten wegen ihrer Unsicherheit ausgeschieden werden: *C. cordicollis* Chd. Splügen (6s—7a) [Luigioni], Bernina (7a) [Stierlin].

Die endemischen Arten der Gattung überwiegen sowohl an Zahl als auch an Verbreitung in den Westalpen, dagegen ist der einzige Epidemit der Gattung in den Ostalpen viel weiter verbreitet (wenigstens soweit unsere Kenntnis heute reicht, die Belege aus den Meeralpen (2) und Cottischen Alpen (3s) lassen auch in den Westalpen ein weites Vorkommen vermuten), so daß die Werte für die durchschnittliche Dichte der Alpicolen

Tabelle 7. Die Verbreitung der alpicolen

		Westalpen												
		1	2	3 n	3 a	3 s	4 n	4 a	4 s	5 j	5 n	5 s	6 n	6 s
1	*angulicollis* SELLA	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
2	*angustatus* HOPE	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	+
3	*cordicollis* CHD.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
4	*cylindricollis* PINI	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	*grajus* DAN.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.
6	*italicus* BON.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	+
7	*Schmidti* CHD.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	7 Alpicole	1	3	0	0	3	0	0	1	0	0	3	0	2
	6 Endemiten	1	2	0	0	2	0	0	1	0	0	2	0	1

im allgemeinen in den West- und Ostalpen ziemlich ähnlich sind (Tab. 2).

Charakteristisch für diese Gattung ist das Fehlen der Alpicolen am Ostrande der Alpen (besonders in der Kolumne 12). Es fehlt daher auch in der Kurve, die die Häufigkeit der Endemiten in den Nordalpen angibt, der sonst immer zu findende zweite Gipfel am Ostrande der Alpen. Die Verbreitungslücke im mittleren Teil der Nordalpen ist aber auch hier leicht zu erkennen, da bereits in den südlichen französischen Kalkalpen (3n) kein Endemit mehr vorkommt, während in den Südalpen die Zahl der Endemiten bis weit nach Osten ziemlich gleich bleibt und erst gegen den Ostrand zu (Bezirke 9s—11s) abnimmt. Sehr interessant ist das zweimalige Vordringen je einer Art der südlichen Randzone in das Alpeninnere (8a und 10a).

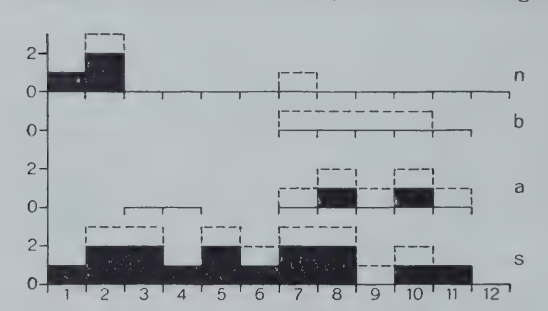


Fig. 5. Die Gattung *Cychrus* FBR. Häufigkeitskurven der Alpicolen in den einzelnen Zonen der Alpen (vgl. Fig. 1). Ordinaten: Anzahl der Arten; Abszissen: Bezirke; ■ Endemiten, □ Epidemiten.

Die einzige epidemische Art (*C. angustatus* HOPE) ist zwar ebenfalls in den Südalpen weit verbreitet und fehlt den Nordalpen fast völlig, sie dringt jedoch weit in das Alpeninnere vor

Arten der Gattung *Cychrus* Fbr.

Ostalpen																					
7 n	7 b	7 a	7 s	8 n	8 b	8 a	8 s	9 n	9 b	9 a	9 s	10 n	10 b	10 a	10 s	11 n	11 b	11 a	11 s	12 n	12 s
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
+	+	+	+	.	+	+	+	.	+	+	+	.	+	+	+	.	.	+	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	+	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	+	.	.
1	1	1	3	0	1	2	3	0	1	1	1	0	1	2	2	0	0	1	1	0	0
0	0	0	2	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0

und ist hier wenigstens in den Ostalpen nahezu überall bereits gefunden worden.

e) Die Gattung ***Platynus*** Bon.
(Tab. 8, Fig. 6.)

Die Alpicolen dieser Gattung gehören durchwegs der Untergattung *Platynus* s. str. an. 6 Arten dieser Untergattung leben in den Alpen, davon sind 5 (83,4 %) echte Alpicole, eine ostalpine Art lebt im Tale.

Folgende Angabe ist sehr zweifelhaft:

Pl. depressus Dej. Berner Oberland (Rosenlaui) [Stierlin].

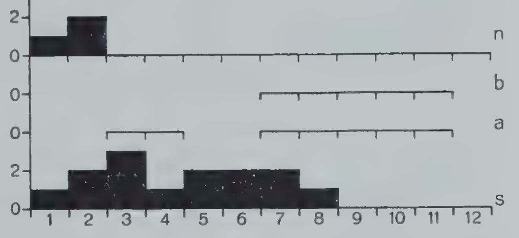


Fig. 6. Die Gattung *Platynus* Bon. Häufigkeitskurven der Alpicolen in den einzelnen Zonen der Alpen (vgl. Fig. 1). Ordinaten: Anzahl der Arten, Abszissen: Bezirke.

Die alpicolen Arten dieser Gattung sind größtenteils westalpin, nur eine Art gehört gänzlich den Ostalpen an. Demnach ist auch die Verbreitung in den Westalpen eine weitaus größere, wie sich aus dem Werte der durchschnittlichen Dichte ohne weiteres ergibt (Tab. 2). Es fehlt daher auch in der Häufigkeitskurve der Endemiten in den Nordalpen wie bei der vorhergehenden Gattung der zweite Gipfel im Bereiche des Ostendes der Alpen. Während aber die Besiedlung der

Tabelle 8. Die Verbreitung der alpicolen

		Westalpen												
		1	2	3 n	3 a	3 s	4 n	4 a	4 s	5 j	5 n	5 s	6 n	6 s
1	*complanatus* Dej.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	+	.	+
2	*depressus* Dej.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+
3	*Peirolerii* Bassi	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
4	*sexualis* Dan.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
5	*teriolensis* Dan.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	5 Alpicole = Endemiten	1	2	0	0	3	0	0	1	0	0	2	0	2

Südalpen bis in das Etschbuchtgebirge eine ziemlich gleichmäßige ist, findet sich in den Nordalpen, von den südlichen französischen Kalkalpen an, sowie in den zentralen Alpen nicht eine einzige Art.

Epidemiten treten in dieser Gattung nicht auf.

f) Die Gattung ***Nebria*** Latr.
(Tab. 9, Fig. 7.)

Sämtliche alpicolen Arten dieser Gattung gehören den Untergattungen *Nebriola* Dan., *Oreonebria* Dan. und *Alpaeus* Bon. an. Die 28 Arten der Alpen, die hierher zu stellen sind, leben durchwegs in den höheren Regionen (also 100 %).

Als zweifelhaft wurden folgende Angaben ausgeschieden:

N. angustata Dej. Chamonix (4a), Leuk (Berner Alpen, 5n) [Stierlin], Rhätische Alpen (7b) [Ganglbauer], Bernina (7a) [Daniel].

N. Hellwigi Panz. Mte. Piano (Dolomiten, 9a) [Nat. Museum[1])].

N. laticollis Dej. Furka, Lukmanier (Lepontinische Alpen, 6s) [Stierlin].

Die Artenzahl ist in den Westalpen nur unbedeutend größer als in den Ostalpen, dagegen ist die Verbreitung der westalpinen Arten eine bedeutendere, wie sich aus den Werten der durchschnittlichen Dichte sowohl für Endemiten als auch für Alpicole im allgemeinen ergibt (Tab. 2).

Bei dieser Gattung ist die sonst sehr leicht zu erkennende Armut an Endemiten in dem mittleren Teil der Nordalpen wenig deutlich ausgeprägt, wobei allerdings hervorzuheben ist, daß mit Ausnahme des Bezirkes 6n fast alle Angaben auf eine einzige Art (*N. Bremii* Germ.) zurückzuführen sind, während andererseits in den Ostalpen eine auffallende Abnahme der Artenzahl in den mitt-

1) Sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien.

Arten der Gattung *Platynus* Bon.

Ostalpen																							
7 n	7 b	7 a	7 s	8 n	8 b	8 a	8 s	9 n	9 b	9 a	9 s	10 n	10 b	10 a	10 s	11 n	11 b	11 a	11 s	12 n	12 s
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

leren Südalpen, besonders in den Dolomiten und Venetianer Alpen (9 s) zu konstatieren ist. Für diese letzte Erscheinung kann nur der Reichtum gerade dieses Gebietes an Endemiten anderer Gattungen als Erklärungsgrund herangezogen werden. Die Verhältnisse im allgemeinen sind ganz erwartungsgemäß, große Artenarmut in den mittleren Teilen, der zentralen und Nordalpen, ein allmähliches Ansteigen gegen das West- und Ostende der Alpen, wobei die Zahl der Endemiten der zentralen Alpen im Osten sogar die Zahl derselben in den Randbezirken der gleichen Kolumne übertrifft.

Sehr eigenartig ist allerdings, daß gerade in den Schweizer Nordalpen und besonders in deren östlichem Teil, den Urner und Glarner Alpen, die sonst weitgehend verarmt

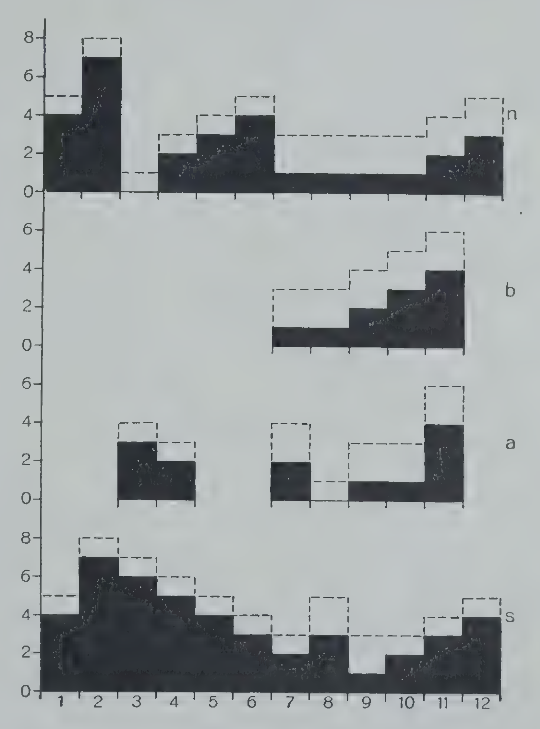


Fig. 7. Die Gattung *Nebria* Latr. Häufigkeitskurven der Alpicolen in den einzelnen Zonen der Alpen (vgl. Fig. 1). Ordinaten: Anzahl der Arten, Abszissen: Bezirke; ■ Endemiten, □ Epidemiten.

Tabelle

Die Verbreitung der alpicolen Arten der Gattung *Nebria* LATR.
DAN., (3): Unter

		Westalpen												
		1	2	3 n	3 a	3 s	4 n	4 a	4 s	5 j	5 n	5 s	6 n	6 s
1	*angustata* DEJ. (2) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+
2	*angusticollis* BON. (2) . .	.	+	.	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.
3	*atrata* DEJ. (2)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	*austriaca* GGLB. (2) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	*Bremii* GERM. (3) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.
6	*castanea* BON. (2)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
7	*cordicollis* CHD. (1) . . .	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	.	+
8	*crenatostriata* BASSI (3)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
9	*Dahli* STRM. (3)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
10	*Dejeani* DEJ. (3)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
11	*diaphana* DAN. (2) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
12	*fasciatopunctata* MILL. (3)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
13	*fontinalis* DAN. (1) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
14	*Germari* HEER (3) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
15	*gracilis* DAN. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
16	*Heeri* DAN. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
17	*Hellwigi* PANZ. (3) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
18	*Lafresnayi* SERV. (3) . .	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.
19	*laticollis* DEJ. (1)	.	+	.	+	+	.	+	+	.	.	+	.	.
20	*ligurica* DAN. (2)	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
21	*lombarda* DAN. (2) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
22	*microcephala* DAN. (2) . .	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
23	*morula* DAN. (1)	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
24	*pedemontana* VUIL. (2)	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.
25	*pictiventris* FAUV. (1) . .	.	+	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.
26	*rhaetica* DAN. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+
27	*Schusteri* GGLB. (2) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
28	*tibialis* BON. (3)	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	28 Alpicole	5	8	1	4	7	3	3	6	1	4	5	5	4
	26 Endemiten	4	7	0	3	6	2	2	5	0	3	4	4	3

sind, sich eine Reihe von Endemiten finden, die nur eine geringe Verbreitung haben. Auf eine Erklärungsmöglichkeit, die sehr viel für sich hat, komme ich weiter unten zu sprechen.

In dieser Gattung finden sich auch zwei Epidemiten, die sich durch ihre weite Verbreitung sofort zu erkennen geben, sowie durch

9.

(1): Untergattung *Nebriola* Dan., (2): Untergattung *Oreonebria*
gattung *Alpaeus* Bon.

Ostalpen																					
7 n	7 b	7 a	7 s	8 n	8 b	8 a	8 s	9 n	9 b	9 a	9 s	10 n	10 b	10 a	10 s	11 n	11 b	11 a	11 s	12 n	12 s
.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	+	+	+	.	+	+
+	+	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	.	+	+
.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	+	+
.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	.	.	+	+	.	.	.	+	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	+
.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
+	+	+	.	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	+	+	.	.	+	+	+	.	+	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	3	4	3	3	3	1	5	3	4	3	3	3	5	3	3	4	6	6	4	5	5
1	1	2	2	1	1	0	3	1	2	1	1	1	3	1	2	2	4	4	3	3	4

die Tatsache, daß sie den Verbreitungseigentümlichkeiten der Endemiten in keiner Weise folgen. Die eine Art ist nahezu über die gesamten Alpen verbreitet, die andere aber auf die Ostalpen beschränkt; sie dringt jedoch gerade in den sonst stark verarmten Nordalpen am weitesten nach Westen.

Tab. 10. Die Verbreitung der alpicolen Arten der Gattung *Aphodius* Ill.

		Westalpen												
		1	2	3 n	3 a	3 s	4 n	4 a	4 s	5 j	5 n	5 s	6 n	6 s
1	*amblyodon* Dan. (1) . .	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	+	.	.
2	*Danielorum* Sem. (1) . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	*liguricus* Dan. (2) . . .	+	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
4	*mixtus* Villa (1)	.	+	.	.	+	.	.	+	.	+	+	.	.
5	*montanus* Er. (1)	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
6	*montivagus* Er. (2) . . .	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
7	*pollicatus* Er. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	*praecox* Er. (2)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
9	*Schlumbergeri* Seidl. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	9 Alpicole	1	1	1	0	4	1	0	2	0	1	3	0	0
	8 Endemiten	1	0	1	0	3	1	0	1	0	0	2	0	0

g) Die Gattung ***Aphodius*** Ill.

(Tab. 10, Fig. 8.)

Die wenigen wirklichen Alpicolen dieser großen Gattung gehören fast durchwegs den Untergattungen *Agolius* Muls. und *Neagolius* Kosh. an. Es sind im ganzen 9 Arten im Alpengebiet bekannt geworden, die ausschließlich den höheren Regionen der Alpen eigen sind (also 100 %).

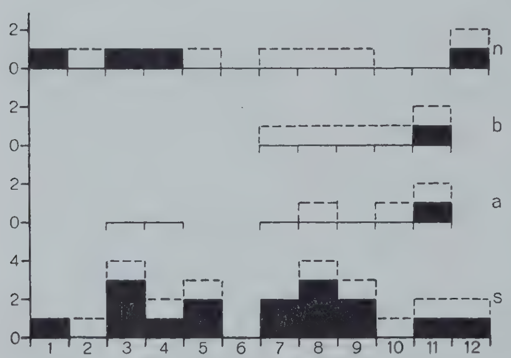


Fig. 8. Die Gattung *Aphodius* Ill. Häufigkeitskurven der Alpicolen in den einzelnen Zonen der Alpen (vgl. Fig. 1). Ordinaten: Anzahl der Arten, Abszissen: Bezirke; ■ Endemiten, □ Epidemiten.

Folgende Angaben scheinen mir zum Teil falsch, zum Teil mindestens nicht genügend gesichert, um sie in die Tabelle aufzunehmen:

A. Danielorum Sem. Stilfser Joch (8a), Arlberg (7b) [Daniel], Gamperdona-Tal, Lüner See (Rhätikon), Klostertaler Alpen (7n), Ulmer Hütte (Lechtaler Alpen, 8n) [A. I. Müller].

Obwohl die Artenzahl in den Ostalpen überwiegt, ist doch die durchschnittliche Dichte der Endemiten in den Ostalpen infolge der größeren Zahl der Bezirke etwas geringer, die der Alpicolen im allgemeinen allerdings etwas größer als in den Westalpen (Tab. 2).

(1): Untergattung *Agolius* Muls., (2): Untergattung *Neagolius* Kosh.

Ostalpen																							
7 n	7 b	7 a	7 s	8 n	8 b	8 a	8 s	9 n	9 b	9 a	9 s	10 n	10 b	10 a	10 s	11 n	11 b	11 a	11 s	12 n	12 s
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
+	+	.	.	+	+	+	+	+	+	.	+	.	+	+	+	.	+	+	+	+	+
.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	+
.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
1	1	0	2	1	1	1	4	1	1	0	3	0	1	1	1	0	2	2	2	2	2
0	0	0	2	0	0	0	3	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1

Während die Südalpen ziemlich gleichmäßig von Endemiten besiedelt sind, allerdings mit starken Schwankungen der Artenzahl in benachbarten Bezirken, ist in den mittleren Nordalpen und im Alpeninnern eine deutliche Verbreitungslücke zu beobachten.

Der einzige in der Gattung vertretene Epidemit verhält sich auch hier wieder keineswegs wie die Endemiten, sondern findet sich ziemlich gleichmäßig in den Nord- und Südalpen und im Alpeninnern.

h) Die Gattung ***Crepidodera*** Chevr.
(Tab. 11, Fig. 9.)

Die Alpicolen dieser Gattung sind zwar nicht als besondere Untergattung abgegliedert, sie sind jedoch von den die Täler besiedelnden „hellen Formen" durch ihre zum größeren Teil dunkle Körperfarbe scharf getrennt und werden als „dunkle Formen" zusammengefaßt. Von diesen — es leben im Bereich der Alpen 15 Arten — dringen nur 3 bis in die Täler vor und müssen daher ausgeschieden werden, die übrigen 12 (also 80 %) sind echte Alpicole.

Folgende Angaben scheinen mir zu unsicher, um sie in die Tabelle aufzunehmen:

Cr. cyanescens Duft. Val Pesio (Ligurische Alpen, 1) [Luigioni], L'Authion, Tournairet (Meeralpen, 2) [Deville], Genf (4n), Penninische Alpen (5s) [Stierlin], Macugnaga (5s) [Nat. Museum].

Tabelle 11. Die Verbreitung der alpicolen

		Westalpen												
		1	2	3 n	3 a	3 s	4 n	4 a	4 s	5 j	5 n	5 s	6 n	6 s
1	*basalis* Dan.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.
2	*concolor* Dan.	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	*corpulenta* Kutsch.	+	+	.	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.
4	*cyanescens* Duft.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	*cyanipennis* Kutsch.	+	.	.	.	+	.	.	+	.	.	+	.	+
6	*frigida* Wse.	+	+	.	+	+	.	+	+	.	+	+	+	+
7	*melanostoma* Redtb.	+	+	.	.	+	+	.	.	.	.	+	.	.
8	*nobilis* Dan.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	+	.	.
9	*obirensis* Gglb.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
10	*Peirolerii* Kutsch.	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	+	+	.
11	*rhaetica* Kutsch.	.	+	.	.	+	.	.	+	.	.	+	+	+
12	*simplicipes* Kutsch.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	12 Alpicole	6	6	1	4	6	2	3	7	0	1	7	3	3
	8 Endemiten	3	2	0	2	2	0	1	4	0	0	3	0	1

Crepidodera melanostoma Redtb. Basel, Anzeindaz, Siders (Berner Oberland, 5n), Rothorn (7b), Engadin (7a) [Stierlin], Stubaier Alpen (8b), Ortler (8a), Zillertaler Alpen (9b) [Heller].

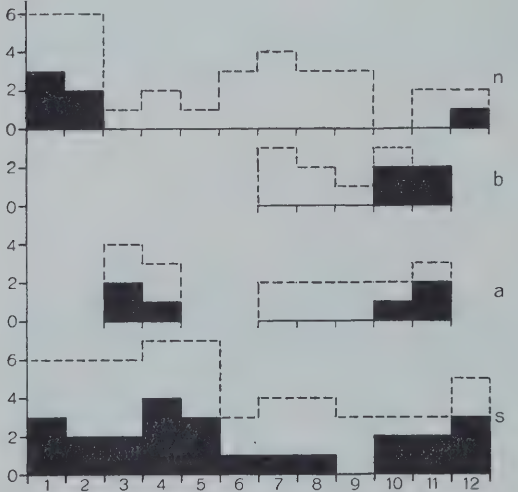


Fig. 9. Die Gattung *Crepidodera* Chevr. Häufigkeitskurven der Alpicolen in den einzelnen Zonen der Alpen (vgl. Fig. 1). Ordinaten: Anzahl der Arten, Abszissen: Bezirke; ■ Endemiten, □ Epidemiten.

Die Gattung ist in den Westalpen wesentlich weiter verbreitet, was sich vor allem aus den Werten der durchschnittlichen Dichte ergibt (Tab. 2).

Eine Reihe sehr weit verbreiteter Epidemiten finden sich in dieser Gattung gegenüber relativ wenigen Endemiten, von denen einer, *Cr. cyanipennis* Kutsch., nach der oben gegebenen Definition des Begriffes Endemit

Arten der Gattung *Crepidodera* Chevr.

Ostalpen																							
7	7	7	7	8	8	8	8	9	9	9	9	10	10	10	10	11	11	11	11	12	12
n	b	a	s	n	b	a	s	n	b	a	s	n	b	a	s	n	b	a	s	n	s
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	+	+	+	+	+
.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+
+	+	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
+	.	.	+	+	.	.	+	+	.	+	+	+	.	+	+	+	.	.	+	+	+
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
+	+	.	+	+	+	.	+	+	.	+	+	.	+	.	.	+	.	+	.	.	+
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	+
4	3	2	4	3	2	2	4	3	1	2	3	0	3	2	3	2	2	3	3	2	5
0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	2	0	2	2	2	1	3

sicherlich auch zu den Epidemiten zu zählen ist, da er in den wenigen Bezirken am Südrand der Alpen, in denen er nicht belegt erscheint, sicherlich nicht fehlt, sein Verbreitungsgebiet dann aber mehr als 10 Bezirke umfaßt.

Die Verbreitung der Endemiten zeigt deutlich die große Lücke im mittleren Teil der Nordalpen und des Alpeninneren. Die Südalpen sind zwar auch nicht ganz gleichmäßig reich besiedelt, da eine Abnahme der Artenzahl zwischen Simplon und Tagliamento zu erkennen ist, immerhin ist aber der Unterschied zwischen den Südalpen einerseits, den zentralen und Nordalpen andererseits deutlich ersichtlich.

Ganz anders ist die Verbreitungsweise der Epidemiten, die gerade in den endemitenarmen Gebieten besonders reichlich vertreten sind.

i) Die Gattung ***Otiorrhynchus*** Germ.

(Tab. 12, Fig. 10.)

Die überwiegende Zahl der Alpicolen dieser riesigen Gattung gehören den Untergattungen *Otiorrhynchus* s. str., *Dorymerus* Seidl. und *Tyloderes* Schönh. an, weshalb nur diese im folgenden berücksichtigt werden.

Von den 135 im Alpengebiet bekannt gewordenen Arten sind 93 (68,9 %) echte Alpicole.

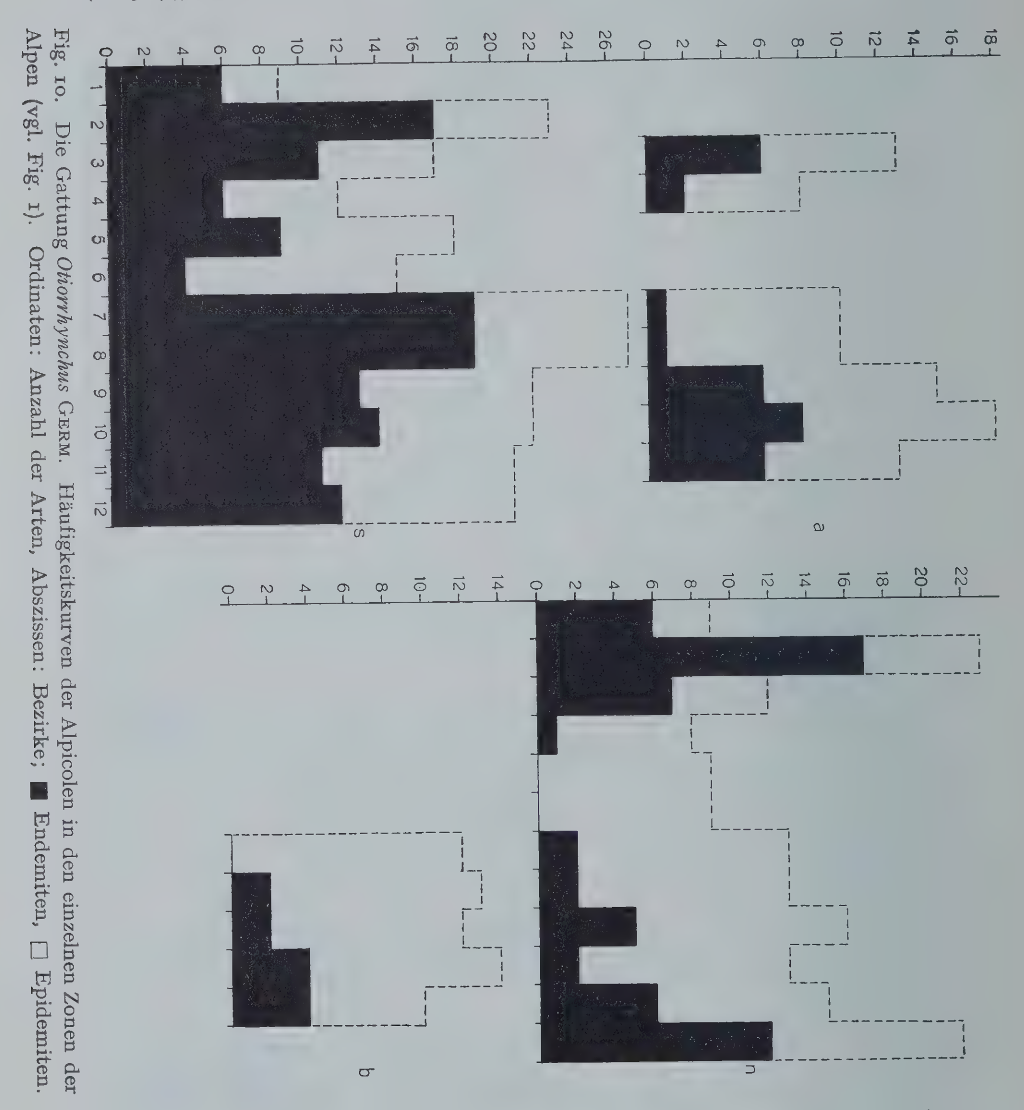


Fig. 10. Die Gattung *Otiorrhynchus* GERM. Häufigkeitskurven der Alpicolen in den einzelnen Zonen der Alpen (vgl. Fig. 1). Ordinaten: Anzahl der Arten, Abszissen: Bezirke; ■ Endemiten, □ Epidemiten.

Eine größere Anzahl von Angaben muß wegen ihrer Unsicherheit unberücksichtigt bleiben:

O. auricapillus GERM. Mt. Blanc (4a), Großer St. Bernhard, Mte. Rosa (5s), St. Gotthard (6s), Bernina (7a) [STIERLIN].

O. auricomus GERM. Genf (4n), Tête noire (Mt. Blanc-Gruppe, 4a) [HUSTACHE].

O. Carmagnolae VILLA. Bündtner Alpen (7b, a) [STIERLIN].

O. chalceus STIERL. Mallnitz (10b), Radstädter Tauern (11b) [Nat. Museum]. Das Vorkommen dieser sonst vollkommen auf die Kalkalpen beschränkten Art in den kristallinen Zentralalpen scheint mir zweifelhaft.

O. chrysops HRBST. Czerna prst (10s) [Nat. Museum].

O. costipennis ROSH. Mallnitzer Tauern (10b), Radstädter Tauern (11b) [Nat. Museum]. Diese Angaben aus den kristallinen Zentralalpen sind sehr zweifelhaft, da diese Art sonst auf die Kalkalpen beschränkt ist.

O. cupreosparsus FAIRM. Mte. Rosa (5s) [STIERLIN], Wallis (5s) [LUIGIONI].

O. eremicola ROSH. Lechtaler Alpen (8n), Ortler (8a) [HELLER] [LUIGIONI].

O. Heeri STIERL. Bündtner Alpen (7b, a) [STIERLIN].

O. hypocrita ROSH. Ortler (8a), Adamello (8s) [HELLER] [LUIGIONI].

O. niger FABR. Grajische Alpen (4s) [LUIGIONI].

O. nubilus BOH. Schweizer Zentralalpen (5n, 6n) [STIERLIN], Gletsch (5n) [HUSTACHE].

O. subquadratus ROSH. Engadin (7a) [STIERLIN] [HUSTACHE].

O. teretirostris STIERL. Lüner Alpe (Rhätikon, 7b) [A. I. MÜLLER].

O. varius BOH. Allgäu (7n) [AMMANN], Dolomiten (9s) [HELLER].

Die Ostalpen beherbergen eine weitaus größere Anzahl von Arten dieser Gattung, auch die durchschnittliche Dichte ist hier eine größere, was besonders bei den Werten für die gesamten Alpicolen sehr auffällig ist (Tab. 2).

Bei der großen Anzahl von Endemiten dieser Gattung ist es nicht zu wundern, daß die in anderen Gattungen meist völlig devastierte Zone in den mittleren zentralen und Nordalpen doch einzelne Endemiten birgt, doch ist die Verarmung dieser Teile sehr augenfällig. Dagegen ist die besonders große Endemitenarmut des Bezirkes 10n sicherlich nur durch die ungenaue Erforschung hervorgerufen. Auch die Kurve der Südalpen zeigt zwei Depressionen, eine in den Grajischen Alpen und eine zweite in den Lepontinischen Alpen. Während die erste durch das besonders reichliche Auftreten endemischer Formen anderer Gattungen aufgewogen wird, findet sich die Erscheinung einer gewissen Armut an Endemiten in den Lepontinischen Alpen auch bei anderen Gattungen. Auf den mutmaßlichen Grund dafür komme ich weiter unten noch zu sprechen.

Sehr deutlich ist wieder zu erkennen, daß die Epidemiten, es sind im ganzen 13, sich keineswegs wie die Endemiten verhalten, sondern in dem sonst verarmten Gebiet ebenso zahlreich vertreten sind wie in den anderen Teilen der Alpen. Ihr Verbreitungsgebiet ist fast stets sehr kompakt, manchmal mit einzelnen Lücken darin, die aber meist ihre Erklärung in den Mängeln der Methode finden, indem der Nachweis des Vorkommens noch nicht erbracht oder mir nicht bekannt geworden ist.

Tab. 12. Die Verbreitung der alpicolen Arten der Gattung *Otiorrhynchus*
merus SEIDL., (3): Unter-

		Westalpen												
		1	2	3 n	3 a	3 s	4 n	4 a	4 s	5 j	5 n	5 s	6 n	6 s
1	*alpicola* BOH. (2)	.	+	.	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+
2	*amplipennis* FAIRM. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+
3	*arenosus* STIERL. (1) . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	*articulatus* DAN. (1) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	*auricapillus* GERM. (2)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	*auricomus* GERM. (2) . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
7	*azaleae* PEN. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	*Bertarinii* STIERL. (1) . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
9	*cadoricus* DAN. (1) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
10	*cancellatus* BOH. (2) . . .	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
11	*Carmagnolae* VILLA (2)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
12	*chalceus* STIERL. (1) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
13	*Chobauti* HUST. (1) . . .	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
14	*chrysops* HRBST. (3) . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
15	*clathratus* GERM. (2) . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
16	*coniceps* DAN. (1) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
17	*cornirostris* RTTR. (2) . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
18	*costipennis* ROSH. (1) . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
19	*cribrosus* GERM. (1) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
20	*crissolensis* RTTR. (1) . .	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
21	*cupreosparsus* FAIRM. (1)	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
22	*delicatulus* STIERL. (2)	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
23	*demirkapensis* APFLB. (2)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
24	*densatus* BOH. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+
25	*difficilis* STIERL. (2) . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+
26	*distincticornis* ROSH. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
27	*dubius* STRÖM. (1) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+
28	*eremicola* ROSH. (2) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
29	*foraminosus* BOH. (1) . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
30	*fortis* ROSH. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
31	*frigidus* MULS. (2). . . .	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
32	*fulvipes* GYLLH. (1) . . .	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
33	*fuscipes* OLIV. (1)	.	.	+	+	+	+	+	.	+	+	.	.	.
34	*globulus* GREDL. (1) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
35	*Gobanzi* GREDL. (1) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
36	*griseopunctatus* BOH. (1)	+	+	+	+	+	.	+	+	.	.	+	.	.
37	*Grouvellei* STIERL. (1) . .	+	+	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.
38	*hadrocerus* DAN. (1) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
39	*Halbherri* STIERL. (1) . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
40	*Heeri* STIERL. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

GERM. (1): Untergattung *Otiorrhynchus* s. str., (2): Untergattung *Dory*-gattung *Tyloderes* SCHÖNH.

Ostalpen																					
7 n	7 b	7 a	7 s	8 n	8 b	8 a	8 s	9 n	9 b	9 a	9 s	10 n	10 b	10 a	10 s	11 n	11 b	11 a	11 s	12 n	12 s
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	+	+	+	+	+	+	+
+	+	+	·	+	+	·	·	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	·	+	+	+
·	·	·	+	·	·	+	+	·	·	·	+	·	·	·	·	·	+	·	·	+	+
·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
·	·	·	+	·	·	·	+	·	·	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
·	·	·	+	·	·	·	·	+	·	+	+	+	·	+	+	+	·	·	+	+	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	·	·	·	+	·	·
·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
+	·	·	·	+	·	·	·	+	·	·	·	+	·	·	·	+	·	·	·	+	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
·	·	·	+	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	+	·	·	+
+	+	·	·	+	+	+	+	+	+	+	+	+	·	+	+	+	·	·	+	+	·
·	·	+	+	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
+	+	·	·	+	+	·	·	+	+	·	·	+	+	+	+	·	·	+	+	+	+
·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	+	·	+	·	·	·	·	·	·	·	+
·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·

Tabelle 12

		Westalpen												
		1	2	3 n	3 a	3 s	4 n	4 a	4 s	5 j	5 n	5 s	6 n	6 s
41	*hypocrita* Rosh. (1) . . .	+	+	.	+	+	+	.	+	.	.	.	.	.
42	*infernalis* Germ. (2) . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
43	*judicariensis* Rttr. (1) .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
44	*Kraussi* Gglb. (2) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
45	*Künnemanni* Rttr. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
46	*lanuginosus* Boh. (1) . .	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.
47	*lasius* Germ. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
48	*lombardus* Stierl. (1) . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
49	*martinensis* Müll. (1) . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
50	*Megerlei* Fabr. (3) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
51	*misellus* Stierl. (1) . . .	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
52	*moestus* Gyllh. (2) . . .	.	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
53	*montivagus* Boh. (2) . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
54	*morio* Fabr. (1)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
55	*Mülleri* Rosh. (1) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
56	*niger* Fabr. (1)	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	+	+	+
57	*nobilis* Germ. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
58	*nocturnus* Rttr. (1) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
59	*nubilus* Boh. (2)	.	+	+	+	+	.	+	+	.	.	+	.	+
60	*pascuorum* Peyerimh. (1)	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
61	*pedemontanus* Stierl. (2)	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
62	*permundus* Rttr. (1) . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
63	*Petzi* Gglb. (?)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
64	*Peyerimhoffi* Hust. (1)	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
65	*picitarsis* Rosh. (2) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
66	*pignoris* Rttr. (2) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
67	*pigrans* Stierl. (1) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
68	*plumipes* Germ. (1) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
69	*punctifrons* Stierl. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
70	*pusillus* Stierl. (2) . . .	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
71	*Putoni* Stierl. (1) . . .	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
72	*rugifrons* Gyllh. (2) . .	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
73	*salicis* Ström. (2) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+
74	*Schaubergeri* Lona (1) . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
75	*Schmidti* Stierl. (1) . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
76	*signatipennis* Gyllh. (2)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
77	*squamosus* Mill. (2) . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
78	*stomachosus* Gyllh. (1)	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
79	*styriacus* Stierl. (2) . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
80	*subcostatus* Stierl. (1). .	.	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+
81	*subdentatus* Bach. (2) . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

(Fortsetzung).

Ostalpen																					
7 n	7 b	7 a	7 s	8 n	8 b	8 a	8 s	9 n	9 b	9 a	9 s	10 n	10 b	10 a	10 s	11 n	11 b	11 a	11 s	12 n	12 s
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.
.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.
.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	+
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	+	+	.	.	+	+	.	.	.	+	.	.
+	+	+	+	+	.	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
+	+	.	.	+	+	.	.	+	+	.	.	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.
.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	+	+
.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
+	.	.	.	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
+	+	+	+	+	+	+	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	+	+
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	+	+	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	+	+	+	+
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	.	+	.	+	.	.	.	.	+
.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Tabelle 12

		Westalpen												
		1	2	3 n	3 a	3 s	4 n	4 a	4 s	5 j	5 n	5 s	6 n	6 s
82	*subpubescens* Stierl. (2)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
83	*subquadratus* Rosh. (2)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
84	*sulcatellus* Dan. (1) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
85	*tagenioides* Germ. (1) . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
86	*tener* Stierl. (2)	.	+	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.
87	*tenuicornis* Mill. (2) . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
88	*teretirostris* Stierl. (2) .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
89	*teter* Gredl. (1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
90	*thoracicus* Stierl. (2) . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
91	*varius* Boh. (2)	.	+	.	+	.	.	+	+	.	.	+	.	+
92	*vehemens* Rosh. (1) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
93	*vestitus* Gyllh. (1) . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	93 Alpicole	9	23	12	13	17	8	8	12	6	9	18	9	15
	80 Endemiten	6	17	7	6	11	1	2	6	0	0	9	0	4

Tabelle 13. Die Verbreitung der alpicolen

		Westalpen												
		1	2	3 n	3 a	3 s	4 n	4 a	4 s	5 j	5 n	5 s	6 n	6 s
1	*alpestris* Stierl.	.	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
2	*Bischoffi* Stierl.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
3	*depressipennis* Tourn. . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
4	*Doderoi* Sol.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	*Freyi* Stierl.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
6	*grignensis* Breit.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
7	*Imhoffi* Stierl.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	*Kraussi* Pen.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
9	*Luzei* Gglb.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
10	*Manueli* Mars.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
11	*muscorum* Fairm.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.
12	*pygmaeus* Stierl. . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
13	*Ravasinii* Müll.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
14	*Rudeni* Stierl.	.	.	.	.	+	.	+	+	.	+	+	+	+
15	*seminudus* Tourn. . . .	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
16	*Stierlini* Gredl.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
17	*sulcipennis* Tourn. . . .	.	+	.	.	+	.	.	+	.	.	+	.	.
18	*sulcirostris* Tourn. . . .	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	+	.	.
19	*tenuirostris* Stierl. . . .	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
20	*valesiacus* Stierl. . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
21	*vulpinus* Gredl.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	21 Alpicole = Endemiten	0	3	1	1	3	1	3	7	1	1	5	1	1

(Fortsetzung).

Ostalpen																					
7 n	7 b	7 a	7 s	8 n	8 b	8 a	8 s	9 n	9 b	9 a	9 s	10 n	10 b	10 a	10 s	11 n	11 b	11 a	11 s	12 n	12 s
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	+	.	+	+	+	+	+	.	.	+	.	.	+	+	.	.	+
.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	.	.	.	+	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	+	+	+	.	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
13	12	10	27	13	13	10	27	16	12	15	22	13	14	18	22	15	10	13	21	22	21
2	0	1	19	2	2	1	19	5	2	6	13	2	4	8	14	6	4	6	11	12	12

Arten der Gattung *Dichotrachelus* STIERL.

Ostalpen																					
7 n	7 b	7 a	7 s	8 n	8 b	8 a	8 s	9 n	9 b	9 a	9 s	10 n	10 b	10 a	10 s	11 n	11 b	11 a	11 s	12 n	12 s
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	+	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.
0	0	1	3	0	1	1	3	0	1	1	2	0	0	0	1	0	0	0	2	1	1

k) Die Gattung ***Dichotrachelus*** Stierl.

(Tab. 13, Fig. 11.)

Sämtliche 21 im Bereiche der Alpen lebenden Arten dieser Gattung sind Alpicole (also 100 %).



Fig. 11. Die Gattung *Dichotrachelus* Stierl. Häufigkeitskurven der Alpicolen in den einzelnen Zonen der Alpen (vgl. Fig. 1). Ordinaten: Anzahl der Arten, Abszissen: Bezirke.

Folgende Angaben scheinen mir zweifelhaft:

D. alpestris Stierl. Col de Cheville (Berner Alpen, 5n) [Stierlin].

D. sulcirostris Tourn. Julier-Paß (7a) [Stierlin].

Die Gattung ist überwiegend westalpin, wie sich aus der Artenzahl und der durchschnittlichen Dichte ergibt (Tab. 2).

Die Arten dieser Gattung sind im mittleren Teil der Südalpen besonders reichlich vertreten (mit einer Depression in den Lepontinischen Alpen), während die Nordalpen eine große Verbreitungslücke aufweisen. Von den Südalpen ausgehend, sind die Arten stellenweise ziemlich tief in das Alpeninnere und sogar in die Nordalpen vorgedrungen.

Tabelle 14. Die Besiedlungsdichte der

		Westalpen												
		1	2	3 n	3 a	3 s	4 n	4 a	4 s	5 j	5 n	5 s	6 n	6 s
13	*Amara*	2	3	0	0	1	0	0	1	0	0	2	0	0
9	*Aphodius*	1	0	1	0	3	1	0	1	0	0	2	0	0
12	*Crepidodera*	3	2	0	2	2	0	1	4	0	0	3	0	1
7	*Cychrus*	1	2	0	0	2	0	0	1	0	0	2	0	1
21	*Dichotrachelus*	0	3	1	1	3	1	3	7	1	1	5	1	1
28	*Nebria*	4	7	0	3	6	2	2	5	0	3	4	4	3
93	*Otiorrhynchus*	6	17	7	6	11	1	2	6	0	0	9	0	4
5	*Platynus*	1	2	0	0	3	0	0	1	0	0	2	0	2
33	*Pterostichus*	5	9	4	4	10	3	1	9	2	1	7	0	3
47	*Trechus*	2	4	1	0	3	0	0	1	0	1	8	2	3
243	Endemiten	25	49	14	16	44	8	9	36	3	6	44	7	18

Meist folgen sie dabei größeren Quertälern: Dora Baltea (Mt. Blanc-Gruppe, 4a), Etsch (Stubaier Alpen, 8b; Zillertaler Alpen, 9b), oder benützten hochgelegene Alpenpässe: Furka-Paß (Schweizer Nordalpen, 5n, 6n). Ein Zeichen für die Verarmung der mittleren Nordalpen ist auch, daß eine Art (*D. muscorum* Fairm.) aus den französischen Kalkalpen wohl in den Jura vorgedrungen ist, nicht aber in die Schweizer Nordalpen.

Epidemiten treten in dieser Gattung nicht auf.

l) Allgemeines.

Was sich bereits aus dem Verbreitungsbild der Alpicolen einzelner Gattungen bald mehr, bald weniger deutlich herauslesen ließ, muß um so schärfer hervortreten, wenn man die Alpicolen sämtlicher besprochenen Gattungen zusammenfaßt und genau so behandelt wie die der einzelnen Gattungen. Da es sich deutlich zeigte, daß die Epidemiten eine ganz andere Verbreitungsweise besitzen als die Endemiten, da sie den gesamten Alpenbogen gleichmäßig besiedeln, habe ich sie außer acht gelassen und bespreche im folgenden nur die Endemiten; es sind dies im ganzen 243 Arten.

Bei einem Vergleich des Artenreichtums der beiden Alpenhälften tritt ein deutliches Überwiegen an Arten hervor, die in der Hauptsache in den Ostalpen heimisch sind, mögen sie auch ausnahmsweise mehr minder weit in die Westalpen vordringen. Bei einigen Arten ist eine Entscheidung über die Zugehörigkeit zu den

einzelnen Bezirke der Alpen (Endemiten).

Ostalpen																					
7 n	7 b	7 a	7 s	8 n	8 b	8 a	8 s	9 n	9 b	9 a	9 s	10 n	10 b	10 a	10 s	11 n	11 b	11 a	11 s	12 n	12 s
0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	2	0	1	0	1	1	1	1	1	2	1
0	0	0	2	0	0	0	3	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	2	0	2	2	2	1	3
0	0	0	2	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
0	0	1	3	0	1	1	3	0	1	1	2	0	0	0	1	0	0	0	2	1	1
1	1	2	2	1	1	0	3	1	2	1	1	1	3	1	2	2	4	4	3	3	4
2	0	1	19	2	2	1	19	5	2	6	13	2	4	8	14	6	4	6	11	12	12
0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	2	0	1	1	2	0	1	1	2	0	1	1	4	2	1	2	4	3	4
1	1	2	4	1	0	0	7	1	0	1	5	3	2	3	5	6	4	7	6	8	11
4	2	7	38	4	5	4	43	7	6	10	27	6	13	15	30	17	17	23	31	31	37

West- oder Ostalpen nicht zu treffen. Der größere Endemitenreichtum der Ostalpen ist aber leicht erklärlich aus der stärkeren Gliederung der Gebirgszüge, die auch aus der größeren Anzahl von Bezirken, in die sich die Ostalpen teilen lassen, ersichtlich ist und die Entwicklung wenig weit verbreiteter Arten fördert. Wegen dieser starken Gliederung der Ostalpen ist aber trotz des Überwiegens der Artenzahl die durchschnittliche Dichte eines Bezirkes an Endemiten wesentlich geringer als in den Westalpen; es ist eben vor allem der endemitenarme Teil in den Ostalpen auf eine bedeutend größere Zahl von Bezirken verteilt als in den Westalpen (Tab. 2).

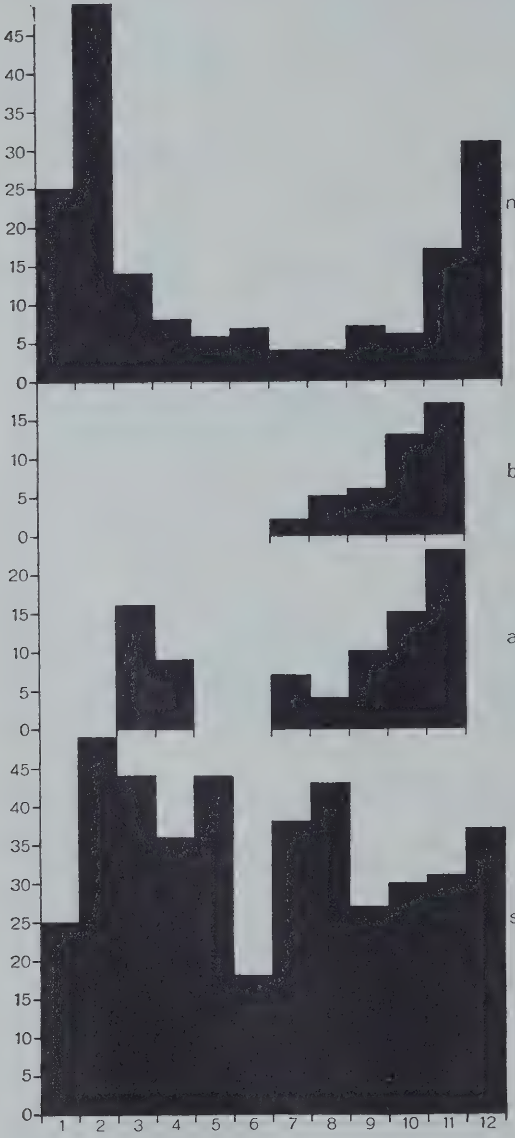


Fig. 12. Häufigkeitskurven der Endemiten sämtlicher Gattungen in den einzelnen Zonen der Alpen (vgl. Fig. 1). Ordinaten: Anzahl der Arten, Abszissen: Bezirke.

Fig. 12 zeigt die Erscheinungen, auf die schon früher immer hingewiesen werden mußte, noch viel offensichtlicher. Eine ziemlich gleichmäßig dichte Besiedlung der Alpen am Südrande, eine weitgehende Verarmung im mittleren Teile der Nordalpen und der zentralen Alpen. Ganz deutlich sieht man den allmählichen Übergang vom verarmten Gebiet zu den

endemitenreichen Teilen am West- und Ostende der Alpen. Auch gegen Süden nimmt die Zahl der Endemiten innerhalb der verarmten Bezirke einer Kolumne etwas zu, doch ist der Sprung zwischen den Südalpen (Zone s) und selbst den südlichen zentralen Alpen (Zone a) viel größer als zwischen den zentralen und nördlichen Alpen untereinander (Zonen a, b, n); die endemitenreichen Südalpen sind gegen das Alpeninnere sehr scharf abgegrenzt. Dieser Gegensatz verliert sich natürlich gegen das West- und Ostende der Alpen, wo eben auch in den zentralen und Nordalpen zahlreiche Endemiten auftreten.

Einige Besonderheiten in der Verbreitung der Endemiten bedürfen aber unbedingt noch der Besprechung. Es ist nicht zu wundern, daß in einem so reich von Endemiten besiedeltem Gebiete, wie es die Südalpen sind, die Anzahl der Endemiten in den einzelnen Bezirken in ziemlich weiten Grenzen schwankt. Immerhin ist aber die relative Armut an Endemiten in den Lepontinischen Alpen (6s) sehr auffällig. Da die Ausdehnung dieses Bezirkes jedenfalls nicht geringer ist als die der benachbarten, kann darin nicht die Ursache gesehen werden. Wohl aber kann die geographische Lage dafür herangezogen werden. Durch den Verlauf des hier weit nach Norden ausholenden südlichen Hauptkammes der Schweizer Alpen ist dieser Bezirk stark in das Alpeninnere vorgeschoben und ähnelt in seiner Lage den benachbarten Bezirken der zentralen Alpen (7a, b). Andererseits hat er aber die Verbindung mit dem Alpensaume nicht völlig verloren, sondern hängt mit ihm in einem schmalen Streifen zusammen; er umfaßt daher auch Teile der Alpen, die während der Eiszeit nicht dauernd von Schnee und Eis bedeckt waren, im Gegensatz zu den Bezirken der zentralen Alpen, jedoch in viel ungünstigerem Verhältnis als die angrenzenden Bezirke der Südalpen (5s, 7s).

Auf den ersten Blick mag die weit in die Lepontinischen Alpen vorstoßende Grenze des Bezirkes 7s (Mte. Generoso, Bergamasker Alpen) unglücklich gewählt erscheinen, sie hat aber ihre geologische und faunistische Begründung. Die westliche Begrenzung des Bezirkes 7s stellt zugleich die Westgrenze der auf die Ostalpen beschränkten südlichen Kalkalpen dar; in den Westalpen fehlt eine südliche Kalkalpenkette. Daher wird auch in neuerer Zeit diese Linie als südlicher Teil der Grenze zwischen West- und Ostalpen angesehen. Faunistisch ist sie dadurch begründet, daß die Berge zwischen Lago Maggiore und Lago di Como eine den Bergamasker Alpen fast identische Fauna beherbergen, während die Beziehungen zu den Lepontinischen Alpen nur gering sind.

Eine Folge dieser ungünstigen Lage der Lepontinischen Alpen ist die auffallend kleine Zahl an Endemiten. Daß sie aber keineswegs etwa als ein zum Alpeninneren gehörender Bezirk aufzufassen sind, erhellt aus dem Verhältnis zur Fauna der benachbarten Bernina-Gruppe, die offensichtlich den zentralen Alpen angehört; die Lepontinischen Alpen beherbergen immerhin noch etwa dreimal so viele Endemiten als diese.

Der bedeutende Unterschied in der Fauna der Ligurischen Alpen (1) und Meeralpen (2) hat seinen Grund wohl in der ganz verschiedenen Größe der beiden Bezirke. Der Bezirk 2 ist besonders groß und umfaßt daher mehr endemische Arten als irgendein anderer, während der Bezirk 1 zu den kleineren Bezirken gehört und außerdem auch durch seine extreme Lage benachteiligt ist.

Sehr auffallend ist der große Unterschied der Alpicolfauna der West- und Ostalpen. Wenn man von den Epidemiten absieht, so sind über 92 % aller Arten auf eine der beiden Alpenhälften beschränkt, nur etwa 8 % überschreiten die Grenze zwischen West- und Ostalpen, sind aber meist in einer der beiden Alpenhälften nur sehr wenig weit verbreitet (vgl. Tab. 15). Die Ursache dafür kann nur sein, daß die weitgehende Scheidung der beiden Faunenbezirke, die gegenwärtig durch das besonders in den mittleren Alpen sehr ausgedehnte devastierte Gebiet der nördlichen und zentralen Alpen bedingt wird, nicht erst in jüngster Zeit entstanden ist, sondern mindestens seit der Zeit besteht, da die letzte Artdifferenzierung in den Alpen stattfand, so daß die beiden Faunen sich nahezu unabhängig voneinander entwickeln konnten.

Bei den Epidemiten liegen die Verhältnisse gerade umgekehrt. Nur 2 Arten sind auf eine der Alpenhälften beschränkt, alle anderen kommen in beiden vor, sind häufig ganz gleichmäßig verbreitet und dokumentieren so auch hier ihre völlig andere Verbreitungsart.

Auch die Höhlenfauna, auf deren Verbreitung ich nicht eingegangen bin, da sie durch HOLDHAUS (1932) eine eingehende Besprechung erfahren hat, zeigt dieselben Verhältnisse wie die Endemitenfauna. Im Jura, am West- und Südalpenrand treten zahlreiche Arten auf, während sich in den zentralen Alpen und den mittleren Nordalpen nicht eine einzige Art findet. Nur am Alpenostrand weichen die Verhältnisse etwas ab, da hier die Fauna nach Norden zu sehr rasch verarmt. Das isolierte Vorkommen eines Höhlenkäfers im Dachsteinstock (11n) läßt allerdings vermuten, daß in diesem Teile der Alpen in Zukunft noch Funde zu erwarten sind.

Tabelle 15.

Anzahl und Prozentsatz der Alpicolen, die die Grenze zwischen West- und Ostalpen nicht bzw. um ein, zwei oder mehr Kolumnen überschreiten.

	Endemiten			
	Kolumnen			
	0	1	2	mehr als 2
Amara	13 (100,0 %)	.	.	.
Aphodius	5 (55,56 %)	.	1 (11,11 %)	2 (22,22 %)
Crepidodera	7 (58,33 %)	.	.	1 (8,33 %)
Cychrus	5 (71,43 %)	.	1 (14,29 %)	.
Dichotrachelus	21 (100,0 %)	.	.	.
Nebria	22 (78,57 %)	2 (7,14 %)	2 (7,14 %)	.
Otiorrhynchus	76 (81,72 %)	1 (1,08 %)	3 (3,23 %)	.
Platynus	4 (80,00 %)	1 (20,00 %)	.	.
Pterostichus	27 (81,82 %)	.	1 (3,03 %)	1 (3,03 %)
Trechus	44 (93,62 %)	2 (4,25 %)	1 (2,13 %)	.
Alpicole	224 (83,58 %)	6 (2,24 %)	9 (3,36 %)	4 (1,49 %)
Endemiten	224 (92,18 %)	6 (2,47 %)	9 (3,70 %)	4 (1,65 %)

Tabelle 15 (Fortsetzung).

	Epidemiten			
	Kolumnen			
	0	1	2	mehr als 2
Amara	.	.	.	.
Aphodius	.	.	.	1 (11,11 %)
Crepidodera	.	.	1 (8,33 %)	3 (25,00 %)
Cychrus	.	.	.	1 (14,29 %)
Dichotrachelus	.	.	.	.
Nebria	1 (3,57 %)	.	.	1 (3,57 %)
Otiorrhynchus	1 (1,08 %)	2 (2,15 %)	2 (2,15 %)	8 (8,60 %)
Platynus	.	.	.	.
Pterostichus	.	.	1 (3,03 %)	3 (9,09 %)
Trechus	.	.	.	.
Alpicole	2 (0,75 %)	2 (0,75 %)	4 (1,49 %)	17 (6,34 %)
Epidemiten	2 (8,00 %)	2 (8,00 %)	4 (16,00 %)	17 (68,00 %)

Faßt man alle in diesem Kapitel gefundenen Resultate: Der Reichtum an Endemiten in einer Randzone der Alpen und die auffallende Armut in den zentralen und nördlichen Teilen, der scharfe

Gegensatz zwischen der Fauna der West- und Ostalpen, die Verteilung der Höhlenfauna, zusammen, so kann man sich der Einsicht wohl nicht verschließen, daß sie alle ohne Ausnahme als Stützen der Theorie gelten müssen, daß die eigenartige Verbreitung der Endemitenfauna der Alpen auf die Wirkung der Eiszeit zurückzuführen ist. Jene Teile der Alpen, die während der Eiszeit gänzlich mit Schnee und Eis bedeckt waren, in denen also die präglaziale Fauna vollkommen vernichtet wurde, sind auch heute noch überaus arm an Endemiten, und die wenigen Arten, die in diesen Gebieten auftreten, zeigen gewisse Besonderheiten, die den Arten der Randzone fehlen und die auf eine andere Entstehung ihres Vorkommens hindeuten (s. u.). Nur die Epidemiten mit ihrer ausgedehnten Verbreitung treten in diesen devastierten Gebieten nicht seltener auf als in den übrigen Teilen der Alpen. Dagegen finden sich am West-, Süd- und Ostrande der Alpen Endemiten in reichlichster Zahl, vollkommen in Übereinstimmung mit der Tatsache, daß gerade in diesen Teilen der Alpen und nur hier während der ganzen Eiszeit Gebiete bestanden haben, in denen sich die Fauna erhalten konnte. In postglazialer Zeit wurden die Arten aber durch die großen Talfurchen am Vordringen verhindert, so daß die Zahl der Endemiten gegen das devastierte Gebiet zu sehr rasch abnimmt. Die „Zone de refuge", die von der Eiszeit am Alpenrande freigelassen wurde, ist identisch mit der reich von Endemiten besiedelten Randzone der Alpen.

Nur für das Vorkommen einiger weniger Arten aus den Gattungen *Nebria* Latr., *Trechus* Clairv., *Pterostichus* Bon. und *Otiorrhynchus* Germ., die dadurch sehr auffallend sind, daß ihr Verbreitungsareal ganz oder zu einem großen Teil in dem von der Eiszeit devastierten Teil der Alpen gelegen ist, muß eine Erklärung gefunden werden. Sie lassen sich in zwei Gruppen teilen: Erstens in solche Formen, die über einen großen Teil der Nordalpen verbreitet sind und im Osten bis in die Zone de refuge reichen. Hierher gehören folgende Arten: *Trechus glacialis* Heer, *Otiorrhynchus chalceus* Stierl., *O. costipennis* Rosh. und *O. pigrans* Stierl. Ihre Verbreitung ist nur so erklärlich, daß sie nach der Eiszeit aus ihrem am Ostrand der Alpen (bei *Otiorrhynchus chalceus* Stierl. wohl auch ein Teil der Südalpen) gelegenen Rückzugsgebiet weit nach Westen vorgestoßen sind, sich aber dabei insoweit von den Epidemiten unterschieden, als sie nicht in breiter Front vordrangen, sondern sich auf die nördlichen Kalkalpen beschränkten. Die Verbreitung dieser Arten ist ausgesprochen bandförmig und von einer

Ausdehnung, wie sie bei den Endemiten der Südalpen nur sehr selten vorkommt. Sie bilden sicherlich durch ihr großes Wanderungsvermögen einen gewissen Übergang zu den Epidemiten.

Hierher sollte daher wohl auch eine Art gestellt werden, die oben unter die Epidemiten gezählt wurde, nämlich *Pterostichus Panzeri* PANZ. Dieser ist ebenfalls im wesentlichen auf die nördlichen Kalkalpen beschränkt und in diesen gegen Westen bis in die französischen Kalkalpen vorgedrungen, zeigt also ganz ein ähnliches Vorkommen wie die eben besprochenen Arten. Da er aber dabei mehr als 10 Bezirke besiedelte, mußte er unter die Epidemiten eingereiht werden, wo er entschieden ein fremdes Element darstellt. Es wäre also sehr vorteilhaft, wenn sich die Definition der Begriffe „Epidemit" und „Endemit" so fassen ließe, daß diese und ähnlich verbreitete Arten noch unter die Endemiten fielen. Es ist dies nur möglich, wenn man die Verbreitungsform mit in die Definition aufnimmt. Die Definitionen würden dann lauten: Endemiten sind alpicole Arten meist geringer Verbreitung; ist diese jedoch ausnahmsweise größer und umfaßt mehr als 10 Bezirke, dann ist die Verbreitungsform stets bandförmig. — Epidemiten sind alpicole Arten mit großer, mehr als 10 Bezirke umfassender Verbreitung; die Verbreitungsform ist stets kompakt. (Manchmal bestehen zwei Zentren: *Pterostichus maurus* DUFT.) Diese Definitionen gelangten aber oben noch nicht zur Benützung, da sie die Resultate dieses Kapitels zur Voraussetzung haben.

Die zweite Gruppe der die verarmten Teile der Nordalpen besiedelnden Endemiten findet sich stets nur in wenigen Bezirken derselben. Sie sind entweder auf diese beschränkt oder kommen auch in den benachbarten Südalpen vor. Formen mit solcher Verbreitung finden sich nur in den Schweizer Alpen. Hierher gehören: *Trechus Pertyi* HEER, *Nebria cordicollis* CHD., *N. gracilis* DAN., *N. Heeri* DAN., *N. rhaetica* DAN., *Dichotrachelus Rudeni* STIERL. Auch diese Arten sind ohne Zweifel erst nach der Eiszeit in die Nordalpen eingedrungen, nur im Gegensatz zur ersten Gruppe aus dem Süden.

Ein Rätsel wird es allerdings immer bleiben, warum einzelne Endemiten den Weg in die devastierten Gebiete der Alpen gefunden haben, der Großteil aber nicht. Innere Gründe, stärkere Ausbreitungsfähigkeit, größere Wanderlust müssen wohl als Ursache angesehen werden.

Eine ganz isolierte Stellung unter den Endemiten der Nordalpen nimmt *Nebria Bremii* GERM. ein. Sie zeigt in der Verbreitung

viel Ähnlichkeit mit den Arten der ersten Gruppe, reicht jedoch nach Osten nicht bis in das Gebiet der Zone de refuge, andererseits hat sie in den benachbarten Südalpen keine näher verwandte Art. Am ehesten wäre es vielleicht noch möglich, daß sie mit einer der Arten des Ostalpenrandes in engerer Beziehung steht und wie die Arten der ersten Gruppe von dort eingedrungen ist.

5. Das Alter der rezenten alpicolen Fauna.

Das Alter der rezenten alpicolen Fauna läßt sich, was die Endemiten anlangt, mit großer Bestimmtheit als postglazial bestimmen; für die Epidemiten kann in dieser Hinsicht eine Entscheidung nicht erbracht werden.

Zur Vereinfachung lasse ich vorerst die vier einzelnen Glazialperioden außer acht und nehme fiktiv eine einzige Eiszeit an. Wie dann auch immer die Verbreitung der alpicolen Fauna vor der Eiszeit gewesen sein mag, ob die einzelnen damals lebenden Arten eine weite Verbreitung gehabt haben oder ob sie, wie gegenwärtig vielfach, auf sehr geringes Areal beschränkt waren oder ob schließlich beide Möglichkeiten verwirklicht waren, jedenfalls kamen diese Arten während der Eiszeit in Verhältnisse, in denen einer aktiven Ausbreitung kein Hindernis entgegengesetzt wurde. Denn mit der Senkung der Schneegrenze wurde das Areal der alpicolen Fauna ebenfalls um etwa 1200 m herabgedrückt, d. h. eine Art, die heute oberhalb 1800 m lebt, daher als rein alpines Faunenelement zu bezeichnen ist, fand damals ihre ökologischen Bedingungen bis zu einer Seehöhe von 600 m herab. Für so weit in die Täler vordringende Arten stellen aber die Pässe und Sättel, die die einzelnen Gebirgsgruppen der Alpen trennen, kein Hindernis dar, da diese wie auch die höher gelegenen Täler weit oberhalb 600 m gelegen sind. Nur die ganz großen Haupttäler sind noch tiefer eingeschnitten und waren wohl auch damals ein Hindernis. Die die Täler in ihrem Oberlauf füllenden Gletscher mögen das Vordringen zwar erschwert haben, verhindern konnten sie es jedenfalls nicht.

Wenn man also annimmt, daß die präglazialen alpicolen Arten noch die Fähigkeit zu aktiver Ausbreitung besaßen — und diese müssen sie besessen haben, da sich in vielen Fällen nachweisen läßt, daß alpicole Arten in postglazialer Zeit aus der schnee- und eisfrei gebliebenen Randzone einer Gebirgsgruppe in die während der Eiszeit vollkommen schnee- und eisbedeckten inneren Teile derselben vordrangen —, dann ist man auch gezwungen anzunehmen, daß

sich diese Arten während der Eiszeit über große Teile der Randzone der Alpen ausgebreitet haben. Wenn also die rezente alpicole Fauna mit der präglazialen identisch wäre, dann müßten die rezenten alpicolen Arten zwar auf die Randzone der Alpen beschränkt sein, aber wenigstens zum größeren Teil innerhalb dieser Randzone eine weite Verbreitung aufweisen. Dies ist aber ganz und gar nicht der Fall. Mit Ausnahme der stets weit verbreiteten Epidemiten, die aber fast ausnahmslos nicht auf die Randzone der Alpen beschränkt sind und damit deutlich ihre ganz andere Verbreitungsweise dokumentieren, sind die alpicolen Arten meist nur auf ein ziemlich kleines Verbreitungsareal beschränkt, in extremen Fällen auf einen einzigen Berggipfel.

Es ist daher sicher, daß die präglaziale alpicole Fauna sich in postglazialer Zeit weiter entwickelt hat, und zwar etwa in der Weise, daß eine präglaziale Art allen jenen rezenten Arten Ursprung gegeben hat, die wir heute in einer Untergattung, Artengruppe usw. zusammenfassen, indem sie sich in den einzelnen Teilen ihres ursprünglichen Verbreitungsgebietes zu verschiedenen Spezies differenzierte. Es ist selbstverständlich, daß sich diese neuentwickelten Arten in ihrem Verbreitungsgebiet ursprünglich ausschlossen. Als Beispiel dafür mag die Untergattung *Leiromorpha* GGLB. der Gattung *Amara* BON. dienen:

1. *A. lantoscana* FAUV. Ligurische Alpen (1), östliche Meeralpen (2).
2. *A. frigida* PUTZ. Westliche Meeralpen (2).
3. *A. Doderoi* BAL. Penninische Alpen (5s).
4. *A. Uhligi* HOLDH. Venetianer Alpen (9s).
5. *A. alpicola* DEJ. Hohe Tauern (10b), Niedere Tauern (11b), Gurktaler und Seetaler Alpen (11a), Stubalpe (12s).
6. *A. cuniculina* DEJ. Östliche Teile der nördlichen Kalkalpen (11n, 12n).

In den dazwischenliegenden Gebieten: Cottische Alpen (3s), Grajische Alpen (4s), Lepontinische Alpen (6s), Bergamasker Alpen (7s), Etschbuchtgebirge (8s), Julische Alpen (10s), Karawanken (11s) hat sich die präglaziale Art bzw. ihre Nachkommen aus Gründen, die wir nicht mehr ermessen können, nicht bis heute erhalten.

Ein zweites, mindestens ebenso schönes Beispiel bietet die Untergattung *Leirides* DAN. der Gattung *Amara* BON.:

1. *A. psyllocephala* DAN. Ligurische Alpen (1), Meeralpen (2).
2. *A. graja* DAN. Cottische Alpen (3s), Grajische Alpen (4s).

3. *A. cardui* Dej. Penninische Alpen (5s).
4. *A. alpestris* Villa. Mte. Generoso, Bergamasker Alpen (7s), Etschbuchtgebirge (mit Ausnahme des Mte. Baldo) (8s), Südliche Dolomiten, Venetianer Alpen (9s).
5. *A. baldensis* Dan. Mte. Baldo (8s).
6. *A. spectabilis* Schm. Julische Alpen (10s), Karawanken (11s).
7. *A. nobilis* Duft. Östliche Ausläufer der nördlichen Kalkalpen (12n).

Wenn es aber innerhalb einer Gebirgsgruppe (oder zweier wenig scharf getrennter: Meeralpen und Cottische Alpen, Penninische und Lepontinische Alpen) zur Differenzierung mehrerer Arten gekommen ist, dann ist es möglich, daß diese Arten durch aktive Wanderung sich sekundär vermischten und die Verbreitungsareale sich heute zum Teil überschneiden. Es ist aber zu beachten, daß andererseits die Möglichkeit besteht, daß die beiden in ihren Verbreitungsarealen sich überdeckenden Arten von verschiedenen präglazialen Formen abstammen. Eine einigermaßen sichere Entscheidung vermag in solchen Fällen wohl nur die Systematik zu geben durch gegenseitiges Abwägen des Verwandtschaftsgrades der betreffenden und aller näherstehenden Arten. Doch wird auch diese Methode oft versagen und die Frage ungelöst bleiben. Solche Verhältnisse zeigt zum Beispiel die Gattung *Platynus* Bon., soweit sie alpicole Arten umfaßt (vgl. Tab. 8).

Obige Beispiele ließen sich ohne weiteres vermehren, doch ist es in den meisten anderen Fällen nicht möglich, ganze Untergattungen heranzuziehen, sondern nur Artengruppen, die sich allerdings oft sehr gut voneinander abgrenzen lassen.

Nur eine einzige rezente alpicole Art kann auf Grund ihrer Verbreitung mit einiger Wahrscheinlichkeit direkt auf eine präglaziale Art zurückgeführt werden. Es ist dies *Crepidodera cyanipennis* Kutsch. (vielleicht auch *Cychrus italicus* Bon.). Für diese ist charakteristisch, daß sie weitgehend den oben aufgestellten Forderungen entspricht; sie ist über die gesamten Alpen verbreitet (aus einigen Bezirken noch nicht nachgewiesen, aber sicher nicht fehlend), aber auf die Randzone (Zone de refuge) beschränkt. Ob diese rezente Art aber tatsächlich mit der präglazialen vollkommen identisch ist, oder sich ebenfalls weiter entwickelt hat, vermag nur die Paläontologie zu entscheiden.

Einer besonderen Besprechung bedarf noch das Alter jener Endemiten, die heute größtenteils in dem devastierten Gebiet der

Nordalpen leben. Sie sind ebenfalls, gleichgültig, ob sie aus dem Osten oder Süden eingedrungen sind, postglazialen Alters, da sie, soweit sie überhaupt auch im Bereich der Zone de refuge vorkommen, in dieser bei ihrem durch das weite Eindringen in das verarmte Gebiet bewiesenen großen Wanderungsvermögen eine viel zu geringe Ausbreitung besitzen, als daß es sich um präglaziale nicht aufgespaltete Arten handeln könnte.

Soweit diese Arten am Südrande der Alpen die Eiszeit überdauert haben, konnte das Vordringen in die Nordalpen erst stattfinden, als die Pässe der südlichen Hauptkette (Penninische, Lepontinische Alpen) für sie bereits überschreitbar waren. Da die Paßhöhe in diesem Gebiete für die tiefst eingeschnittenen Pässe um 2000—2100 m liegt, muß die Schneegrenze sich erst bis zu dieser Höhe und wesentlich darüber gehoben haben, bis den Endemiten ein Überschreiten der Pässe, abgesehen von anderen Hindernissen, wie Gletscher usw., möglich war. Danach stand allerdings ihrem Vordringen in die Nordalpen über die beiden hochgelegenen Verbindungsbrücken (Furkapaß: 2436 m und Oberalppaß: 2048 m) keinerlei Hindernis mehr entgegen.

Jene Arten, deren Verbreitungsareal ganz in den verarmten Nordalpen gelegen ist, sind jedenfalls auf die Weise entstanden, daß einzelne präglaziale Arten, sobald der Weg aus dem Süden über den südlichen Hauptkamm hinweg in die Nordalpen frei war, in diese eindrangen und sich erst dann in eine mehr minder große Anzahl neuer Arten aufspalteten. Während also bei den übrigen Endemiten des devastierten Teiles der Alpen die Artdifferenzierung der Wanderung wohl voraufging oder doch gleichzeitig erfolgte, kann sie in diesen Fällen jedenfalls erst nach der Wanderung eingetreten sein; es stellen diese Arten daher wohl die jüngsten Elemente der rezenten Fauna vom systematischen Werte einer Spezies dar.

Die Verbreitung der Epidemiten ist eine wesentlich andere. Sie besiedeln fast stets ein großes, abgerundetes Areal, das ohne Unterschied sowohl die Randzone als auch zentrale und nördliche Teile der Alpen umfaßt. Dafür gibt es zweierlei Erklärungsmöglichkeiten. Entweder die Epidemiten vermochten sich auch während der Eiszeit in den zentralen Alpen zu halten — eine Annahme, die nach dem Zustand dieser Teile der Alpen während der Eiszeit (vgl. die Karte) sicherlich verworfen werden muß —, oder aber diese Arten vermochten nach der Eiszeit, vermutlich während des allmählichen Rückweichens von Eis und Schnee im Gegensatz zu

den meisten Endemiten — man vergleiche jedoch das Verhalten der im devastierten Teil der Alpen sich findenden Endemiten — noch weit in das devastierte Gebiet einzudringen. Da jedoch die präglazialen Vorfahren nicht weiter in Arten aufsplitterten — großes aktives Wanderungsvermögen und große Stabilität, d. h. geringe oder ganz fehlende Neigung zur Aufspaltung in neue Arten, scheinen Hand in Hand zu gehen, so daß die Epidemiten trotz ihrer Verbreitung über große horizontale Strecken meist ganz einheitlich geblieben sind oder doch nur in Rassen, nicht aber Arten aufspalteten —, so ist es nicht möglich, das Alter der Epidemiten festzulegen, weil es sich nicht feststellen läßt, ob die rezenten Epidemiten ihren präglazialen Vorfahren gleichen oder ob auch hier eine Weiterentwicklung stattgefunden hat. Die Epidemiten stimmen in dieser Hinsicht also mit jenen wenigen Endemiten überein, die zwar auf die Randzone der Alpen beschränkt, aber hier über weite horizontale Entfernungen verbreitet sind.

Welchen Einfluß auf die Beurteilung des Alters der rezenten alpicolen Fauna hat nun die Tatsache, daß die Klimaverschlechterung während des Quartärs nicht eine einmalige war, sondern daß vier Eiszeiten aufeinander folgten, getrennt durch Perioden warmen Klimas, wärmer noch als das gegenwärtige? Soweit sich aus den eiszeitlichen Moränen und Schotterterrassen ersehen läßt, war die Ausdehnung der Gletscher während der beiden letzten Eiszeiten (Riß- und Würm-Eiszeit), für die allein einigermaßen zusammenhängende Belege aus allen Teilen des Alpenrandes bekannt sind, nur quantitativ verschieden, indem die Gletscher während der Riß-Eiszeit noch etwas weiter vorstießen. Der Abstand der Endmoränen der beiden letzten Glazialperioden ist überall ziemlich der gleiche, es dürften daher auch die Schneegrenzen annähernd parallel verlaufen sein. Die weitaus spärlicheren Reste der beiden ersten Glazialperioden (Mindel- und Günz-Eiszeit) sprechen ebenfalls dafür, daß lediglich quantitative Unterschiede zwischen den einzelnen Glazialperioden bestanden. Es genügen daher die beigegebene Kartenskizze sowie die in Kapitel 3 gebrachten Angaben, um sich ein annäherndes Bild vom Aussehen der Alpen während sämtlicher Glazialperioden zu machen.

Da nun die oben geschilderten Vorgänge — Herabsteigen der Alpicolfauna in tiefere Gebiete, dadurch gebotene Gelegenheit zu aktiver Ausbreitung und schließlich Rückwandern in die subalpine und alpine Region der Alpen — sich während jeder einzelnen

Glazialperiode wiederholten, so muß die Differenzierung der heutigen Endemiten-Fauna nach der letzten Glazialperiode, der Würm-Eiszeit, vor sich gegangen sein, da jede folgende Glazialperiode die Wirkung der vorhergehenden weitgehend zerstören mußte. Ob dagegen die Epidemiten und die vereinzelten, sehr weit verbreiteten Endemiten präglazialen oder nur interglazialen Alters sind, läßt sich nicht entscheiden.

Vorläufig wurde stets mit der Annahme operiert, daß lediglich die letzte Glazialperiode (Würm-Eiszeit) maßgebend wäre für sämtliche in den früheren Kapiteln besprochenen Eigenheiten in der Verbreitung der rezenten alpicolen Fauna. Sofern die Vergletscherung der Alpen während der früheren Glazialperioden geringer war als während der letzten, können sich überhaupt keine Spuren erhalten haben, denn ob die Alpen vor der Würm-Eiszeit noch wie im Präglazial gleichmäßig besiedelt oder bereits zum Teil, nur in geringerem Ausmaß, devastiert waren durch vorhergehende Glazialperioden, bleibt für die Folgen der Würm-Eiszeit auf die alpicole Fauna belanglos.

War jedoch eine der Würm-Eiszeit voraufgehende Glazialperiode von größerer Ausdehnung als diese, so wäre es möglich, daß die Verbreitungsverhältnisse, die wir gegenwärtig studieren, zum Teil auch noch eine Folge dieser älteren Glazialperiode sind. Tatsache ist, daß während der Riß-Eiszeit die Alpen noch etwas stärker vergletschert waren als während der Würm-Eiszeit. Ein eingehendes Studium der Verbreitungsverhältnisse der alpicolen Fauna an besonders geeigneten Stellen spricht trotzdem gegen die Annahme, daß heute noch Spuren der Riß-Eiszeit erkennbar wären. Bei dem relativ geringen Unterschied der Vergletscherung während der Riß- und Würm-Eiszeit versprechen nur wenige Stellen in den Alpen ein positives Resultat. Am gesamten Südrand der Alpen blieb auch während der Riß-Eiszeit eine einheitliche Randzone erhalten, in der sich die alpicole Fauna erhalten und von der eine Wiederbesiedlung ausgehen konnte, die Folgen können sich also von denen der Würm-Eiszeit nicht unterscheiden. Auch am Westrand der Alpen war die Mehrausdehnung der Vergletscherung während der Riß-Eiszeit zu gering, um etwa isolierte Gebirgsstöcke zu devastieren, die während der Würm-Eiszeit der alpicolen Fauna noch Rückzugsorte geboten hätten, so daß sich daraus der Einfluß der Riß-Eiszeit erkennen ließe. Am Ostrand der Alpen ist unsere Kenntnis der Vergletscherung während der Riß-Eiszeit zu gering, um daraus Schlüsse ziehen zu können, doch finden sich auch hier keinerlei devastierte

Gebiete, deren Verarmung auf eine stärkere Vergletscherung schließen ließe, als sie während der Würm-Eiszeit bestanden hat.

Dagegen scheint es möglich, am Nordrand der Alpen im Gebiete des Salzach-Durchbruches eine Entscheidung zu treffen. Hier liegt die Ostgrenze des heute noch devastierten Bereiches. Am Untersberg, einem Berge ganz am Alpenrande, knapp westlich des Salzach-Durchbruches (im Bezirk 10n), treten jedoch bereits zwei Endemiten auf, die ausgesprochen für die Randzone charakteristisch sind und dem ganzen übrigen Bezirke fehlen, dagegen sich im östlich angrenzenden Bezirke 11n wiederfinden (*Trechus Hampei* Gglb. und *T. Pinkeri* Gglb.). Gegen Osten nimmt dann die Zahl der Endemiten immer mehr zu (Tab. 4, Fig. 2). (In Tab. 14 und Fig. 12 kommt dagegen diese Tatsache nicht zur Erscheinung, da einige Endemiten aus der Gattung *Otiorrhynchus* Germ., die ziemlich weit in das devastierte Gebiet vorgedrungen sind, gerade aus dem Bezirke 10n noch nicht festgestellt wurden, so daß in diesem Bezirk weniger Endemiten ausgewiesen erscheinen, als in dem westlich benachbarten Bezirke 9n.) Aus dem Verlauf der Endmoränen der Würm-Eiszeit läßt sich für den östlichen Teil des Bezirkes 10n gerade noch ein kleines Rückzugsgebiet vermuten, während der Riß-Eiszeit, deren Endmoränen gerade in diesem Teile der Alpen sehr gut erhalten und beträchtlich vor jenen der Würm-Eiszeit gelegen sind, war dies sicher nicht der Fall. Daß innerhalb des Bezirkes 10n Endemiten auftreten, die ausgesprochen auf die Randzone der Alpen beschränkt sind, scheint demnach wohl ein sicherer Beleg dafür, daß der Einfluß der Riß-Eiszeit heute nicht mehr spürbar ist; offenbar ist die Wiederbesiedlung des schmalen Bereiches, in dem ein solcher Einfluß überhaupt erkennbar sein könnte, während der Riß-Würm-Interglazialzeit zu weit fortgeschritten[1]).

Da nicht einmal Spuren der Einwirkung der Riß-Eiszeit festzustellen sind, das Vorkommen der Endemiten sich vielmehr weitgehend an die Verhältnisse der Würm-Eiszeit anpaßt, ist

1) Wohl aber könnte das Fehlen von Endemiten im mittleren Teile der Nordschweiz, wo während der Würm-Eiszeit in einem kleinen Gebiet Verhältnisse herrschten, die der Fauna ein Überdauern der Eiszeit ermöglicht haben dürften, auf den Einfluß der Riß-Eiszeit zurückgeführt werden, da während dieser das gesamte Gebiet zwischen Jura und Alpen von Eis überschwemmt war. Eine Wiederbesiedlung während der Interglazialzeit ist aber wegen der großen Entfernung von den übrigen Rückzugsorten offenbar nicht zustande gekommen. Vielleicht ist auch das auffallende Vorkommen einiger *Nebria*-Arten in der Nordschweiz damit in Beziehung zu bringen.

selbstverständlich ein Auffinden von Spuren der älteren Glazialperioden (Günz-, Mindel-Eiszeit) nicht zu erwarten.

6. Zusammenfassung.

Die eigenartige Verbreitung eines Teiles der Fauna der Alpen läßt sich aus den gegenwärtigen Verhältnissen nicht erklären. Es ist daher schon lange die Vermutung aufgestellt worden, daß die Eiszeit die Ursache dafür sei. Diese Theorie soweit als möglich zu stützen, ist Aufgabe der vorliegenden Arbeit.

Das zur Verwendung gelangende Material an Arten muß strengen Forderungen genügen, um Sicherheit zu gewähren, daß die daran gewonnenen Resultate nicht durch die gegenwärtigen Verhältnisse erklärbar sind, sondern tatsächlich nur auf den Einfluß der Eiszeit zurückgeführt werden können. Es bleiben schließlich von allen Tiergruppen nur die *Coleoptera* übrig und unter diesen nur einige, zum größeren Teil carnivore Gattungen mit zahlreichen alpicolen, d. h. auf die subalpine und alpine Region beschränkten Arten. Auf diese bauen sich sämtliche folgenden Untersuchungen auf.

Um die Verbreitung dieser alpicolen Arten in Tabellen und Kurven zusammenstellen zu können, werden die Alpen in 34 Bezirke (12 in den Westalpen, 22 in den Ostalpen) eingeteilt, deren Grenzen tunlichst natürlichen Einschnitten folgen. Die Bezirke lassen sich nach ihrer Lage in Zonen und Kolumnen zusammenfassen. Außerdem ist der Jura als besonderer Bezirk angegliedert.

Der mittlere Teil der Nordalpen und fast die gesamten zentralen Alpen waren während der Eiszeit jeglichen Lebens beraubt, am West-, Süd- und Ostrand der Alpen fanden sich jedoch Teile, die nicht von Eis und Schnee bedeckt waren, wo daher die Möglichkeit eines Überlebens der präglazialen Fauna bestand (Zone de refuge).

Die alpicole Fauna der Alpen ist aus zwei verschiedenen Elementen aufgebaut. 1. Arten mit fast durchwegs sehr geringer Verbreitung: Endemiten. 2. Arten mit stets sehr ausgedehnter Verbreitung: Epidemiten.

Die Endemiten finden sich mit wenigen Ausnahmen nur am West-, Süd- und Ostrand der Alpen. Die mittleren Nordalpen und die zentralen Alpen beherbergen nur sehr wenige Endemiten. Die Epidemiten sind in den gesamten Alpen gleichmäßig verbreitet.

Die Alpicolfauna der West- und Ostalpen ist heute fast völlig verschieden, was zur Voraussetzung hat, daß die Trennung der beiden Faunen, die gegenwärtig durch das ausgedehnte endemiten-

arme Gebiet in den mittleren Alpen nahezu ganz voneinander gesondert sind, schon geraume Zeit durchgeführt ist, mindestens seit der Zeit, da die letzte Artdifferenzierung in den Alpen stattgefunden hat.

Die Höhlenfauna der Alpen stimmt in ihrer Verbreitung mit der Endemitenfauna weitgehend überein, nur dringt sie am Ostrand der Alpen nicht so weit nach Norden.

Die Zusammenfassung dieser Resultate läßt an der Annahme, die Ursache aller dieser Erscheinungen sei die Eiszeit, kaum mehr zweifeln. Die durch die Eiszeit freigelassene Zone de refuge und die endemitenreiche Randzone der Alpen sind identisch.

Für die geringe Anzahl von Endemiten in den sonst devastierten Nordalpen läßt sich durchwegs eine postglaziale Einwanderung wahrscheinlich machen.

Das Alter der rezenten Alpicolfauna der Alpen läßt sich sowohl für die Endemiten der Zone de refuge als auch für die der Nordalpen als postglazial feststellen. Für die Epidemiten und vereinzelte sehr weit verbreitete Endemiten kann das Alter nicht bestimmt werden.

Für die Verbreitung der rezenten alpicolen Endemitenfauna ist nur die jüngste Glazialperiode, die Würm-Eiszeit, maßgebend; Spuren eines Einflusses älterer Glazialperioden lassen sich nicht nachweisen.

7. Literaturverzeichnis.

A) Allgemeines.

Heberdey, R. F., und Meixner, J., Die Adephagen der Osthälfte der Ostalpen. Eine zoogeographische Studie. Verh. zool.-bot. Ges. Wien. (Im Druck.)

Holdhaus, K., Über die Verbreitung der Koleopteren in den mitteleuropäischen Hochgebirgen. (Vortrag.) Verh. zool.-bot. Ges. Wien **56**, 629 (1906).

— Die europäische Höhlenfauna in ihren Beziehungen zur Eiszeit. Zoogeographica **1**, 1 (1932).

— und Deubel, F., Untersuchungen über die Zoogeographie der Karpathen. Abh. zool.-bot. Ges. Wien **6** (1910).

Krebs, N., Die Ostalpen und das heutige Österreich. Stuttgart 1928.

Penck, A., und Brückner, E., Die Alpen im Eiszeitalter. Leipzig 1909.

Sainte-Claire Deville, J., Esquisse du peuplement des Alpes françaises. (Coléoptères.) Mem. d. l. Société de Biogéographie **2**, 86 (1928).

Seydlitz, E. v., Handbuch der Geographie. Breslau 1931.

Soergel, W., Die Gliederung und absolute Zeitrechnung des Eiszeitalters. Fortschritte der Geologie und Paläontologie **13** (1925).

Zschokke, F., Die Beziehungen der mitteleuropäischen Tierwelt zur Eiszeit. Verh. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. **1908**, 21.

B) Faunistik.

AGNUS, A., Notes sur la capture de „l'*Aphodius liguricus*" DANIEL dans les Alpes dauphinoises. L'Echange **20**, 21 (1904).

AMMANN, J., und KNABL, H., Die Käferfauna des Oetztals (Tirol). Coleopt. Rundschau **1** u. **2**, (1912—13).

— — Die Käferfauna des nordwestlichen Tirol. Entom. Blätter **18** u. **19** (1922—1923).

BÄBLER, E., Die wirbellose, terrestrische Fauna der nivalen Region. Revue Suisse de Zoologie **18**, 761 (1910).

BÄNNINGER, M., Zur Kenntnis der Schweizerischen *Carabinae* mit Berücksichtigung der Gattung *Bembidion* (COL.). Schweiz. Entom. Anz. **4**, 1, 13, 17 (1925).

— Zur Kenntnis alpiner *Nebria*-Arten. Koleopt. Rundschau **18**, 112 (1932).

BREIT, J., Beiträge zur Koleopteren-Geographie. Münch. Koleopt. Zeitschr. **1**, 257 (1903).

CAILLOL, H., Catalogue des Coléoptères de Provence. Ann. Soc. Scient. de Provence, Marseille 1908—14.

CARRET, A., Souvenirs entomologiques. L'Echange **20** u. **21**, (1904—05).

DANIEL, J., Das *Aphodius*-Subgenus *Agolius* MULS. Münch. Koleopt. Zeitschr. **1**, 73 (1902).

— Zur näheren Kenntnis einiger alpiner *Pterostichus*-Arten. Münch. Koleopt. Zeitschr. **1**, 197 (1903).

— Revision der paläarktischen *Crepidodera*-Arten. Münch. Koleopt. Zeitschr. **2**, 237 (1904).

— Beiträge zur Koleopteren-Geographie. Münch. Koleopt. Zeitschr. **3**, 39 (1906).

DANIEL, K., Bestimmungstabellen der europäischen Koleopteren, LII. Eine Vorarbeit. Münch. Koleopt. Zeitschr. **1**, 155 (1903).

— Beiträge zur Koleopteren-Geographie. Münch. Koleopt. Zeitschr. **1**, 258 (1903).

— Beiträge zur Koleopteren-Geographie. Münch. Koleopt. Zeitschr. **3**, 41 (1906).

— Die *Cychrini* der paläarktischen Region (Referat einer Arbeit von ROESCHKE). Münch. Koleopt. Zeitschr. **3**, 261 (1908.)

DANIEL, K. u. J., Sechs neue Nebrien aus den Alpen. Deutsch. Entom. Zeitschr., 1890, p. 113.

— — Beiträge zur Gattung *Nebria* LATR. Coleopt. Studien **1**, 41 (1891).

— — Beiträge zur Gattung *Trechus* CLAIRV. Coleopt. Studien **2**, 1 (1898).

— — Über zwei neue und einige bekannte ungeflügelte *Platynus*-Arten. Coleopt. Studien **2**, 17 (1898).

— — Das Amaren-Subgenus *Leirides* PUTZ. Coleopt. Studien **2**, 31 (1898).

— — *Otiorrhynchus*-Studien. Coleopt. Studien **2**, 35 (1898).

FALCOZ, L., Coléoptères du Devoluy. Ann. Soc. Linn. Lyon. **59**, 241 (1912).

FRANZ, H., Beiträge zur Koleopteren-Geographie der Karnischen und Julischen Alpen. Koleopt. Rundschau **18**, 36 (1932).

GANGLBAUER, L., Die Käfer von Mitteleuropa. Wien 1892—1904. (Soweit erschienen.)

— Beiträge zur Koleopteren-Geographie. Münch. Koleopt. Zeitschr. **1**, 255 (1903).

— Nova aus den Judikarien. Münch. Koleopt. Zeitschr. **2**, 186 (1904).

— Beiträge zur Koleopteren-Geographie. Münch. Koleopt. Zeitschr. **3**, 35 (1906).

HELLER, C., u. DALLA TORRE, C. v., Über die Verbreitung der Thierwelt im Tiroler Hochgebirge. I. Sitzber. Akad. Wissensch. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **83**, 103 (1881); II. ibid. **86**, 8 (1882).

HOLDHAUS, K., Beiträge zur Koleopteren-Geographie. Münch. Koleopt. Zeitschr. **1**, 256 (1903).

— Beiträge zur Kenntnis der Koleopteren-Geographie der Ostalpen. Münch. Koleopt. Zeitschr. **2**, 215 (1904).

— und PROSSEN, T., Verzeichnis der bisher in Kärnten beobachteten Käfer. Carinthia II. **90—96** (1900—06), Nachtrag ibid. **100—103** (1910—13).

HUSTACHE, A., *Curculionidae* Gallo-Rhénans. I. Ann. Soc. Ent. France **92**, 1 (1923), IV. ibid. **98**, 1 (1929).

JEANNEL, R., Monographie des *Trechinae*. L'Abeille **32—35** (1926—30).

KRAUSS, H., und GANGLBAUER, L., Eine koleopterologische Exkursion auf den Monte Canin in den Julischen Alpen. Verh. zool.-bot. Ges. Wien **52**, 101 (1902).

LUIGIONI, P., I Coleotteri d'Italia. Rom 1929.

MÜLLER, A. J., Verzeichnis der Käfer Vorarlbergs. Landesver. f. Vorarlb. **48**, 1912.

— Nachtrag zu meinem Verzeichnis der Käfer Vorarlbergs. Vierteljahrsschr. f. Geschichte und Landeskunde Vorarlbergs **9** u. **10** (1925—26).

MÜLLER, G., I Coleotteri della Venezia Giulia. Studi Entomologici **1**, 2. Teil, 1926. (Soweit erschienen.)

PENECKE, C., Mitteilungen über paläarktische Curculioniden. Coleopt. Centralbl. **2**, 265 (1928).

PEYERIMHOFF, P. DE, et SAINTE-CLAIRE DEVILLE, J., Coléoptères nouveaux ou peu connus trouvés dans les Alpes-maritimes et les Basses-Alpes. L'Abeille **30**, 53 (1901).

REITTER, E., Fauna germanica. Stuttgart 1908—16.

— Bestimmungs-Tabellen der europäischen Coleopteren. 66.—70. Heft (*Otiorrhynchus*), Wien. Ent. Zeitg. **31** (1912).

SAINTE-CLAIRE DEVILLE, J., Liste des Coléoptères rares ou nouveaux du Département des Alpes maritimes. L'Abeille **29**, 81 (1898).

— Étude sur divers Platysma des Alpes occidentales. Ann. Soc. Ent. France **71**, 588 (1902). — (Additions et Rectifications) ibid. **72**, 413 (1903).

— Beiträge zur Koleopteren-Geographie. Münch. Koleopt. Zeitschr. **1**, 255 (1903).

— Contributions à la fauna française (Coléoptères). I. L'Abeille **30**, 180 (1904). II. ibid. **30**, 237 (1905). III. ibid. **30**, 260 (1906). IV. ibid. **31**, 129 (1909).

SCHATZMAYR, A., I *Pterostichus* italiani. Mem. Soc. Ent. Ital. **8**, 145 (1930).

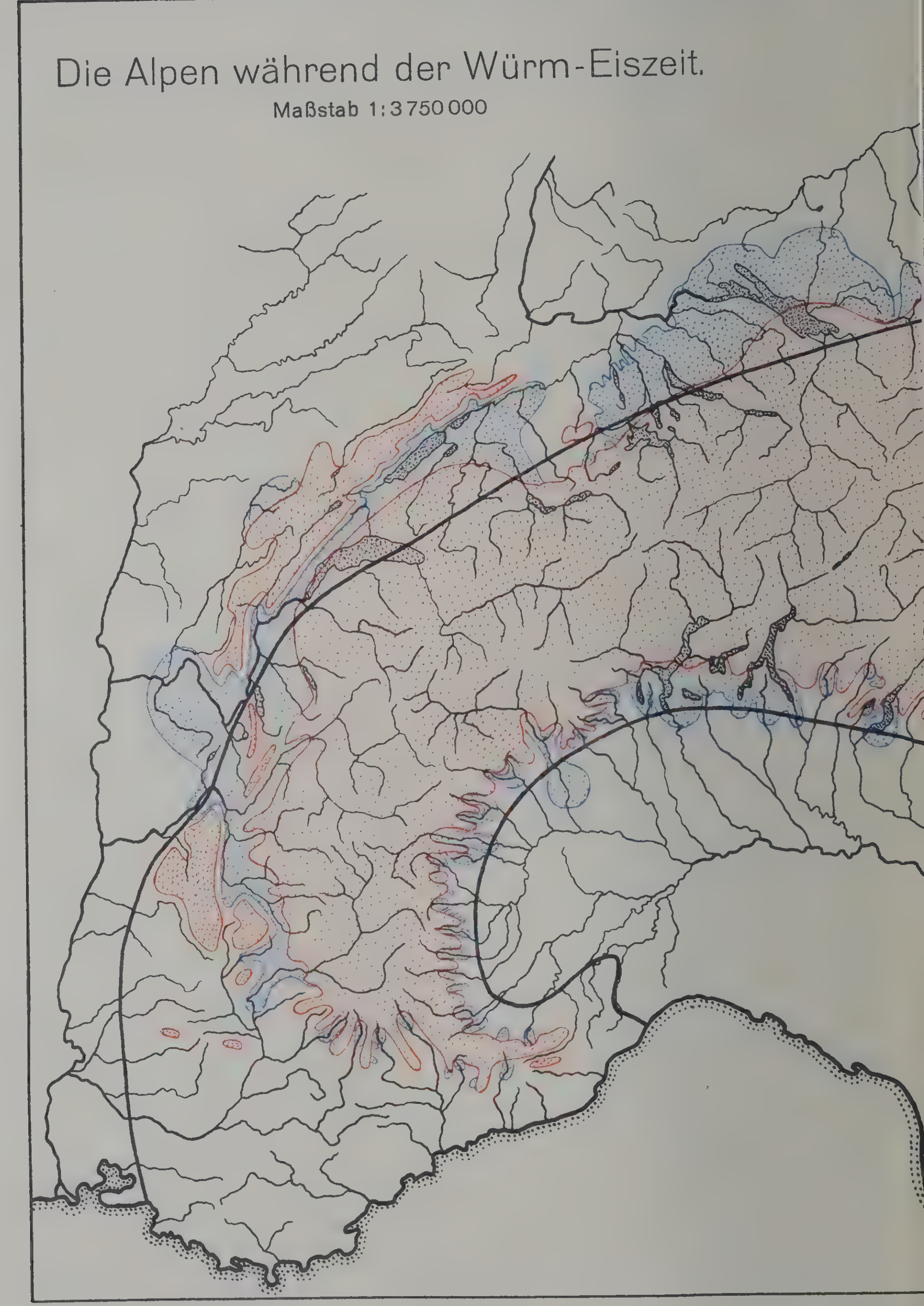
STIERLIN, G., Coleoptera Helvetiae. Schaffhausen 1886—1900.

STOLZ, H., Über die Käferfauna des Monte Cavallo in den Venetianer Alpen. Verh. zool.-bot. Ges. Wien **65**, 238 (1915).

WAGNER, H., Beiträge zur Koleopteren-Geographie. Münch. Koleopt. Zeitschr. **3**, 36 (1906).

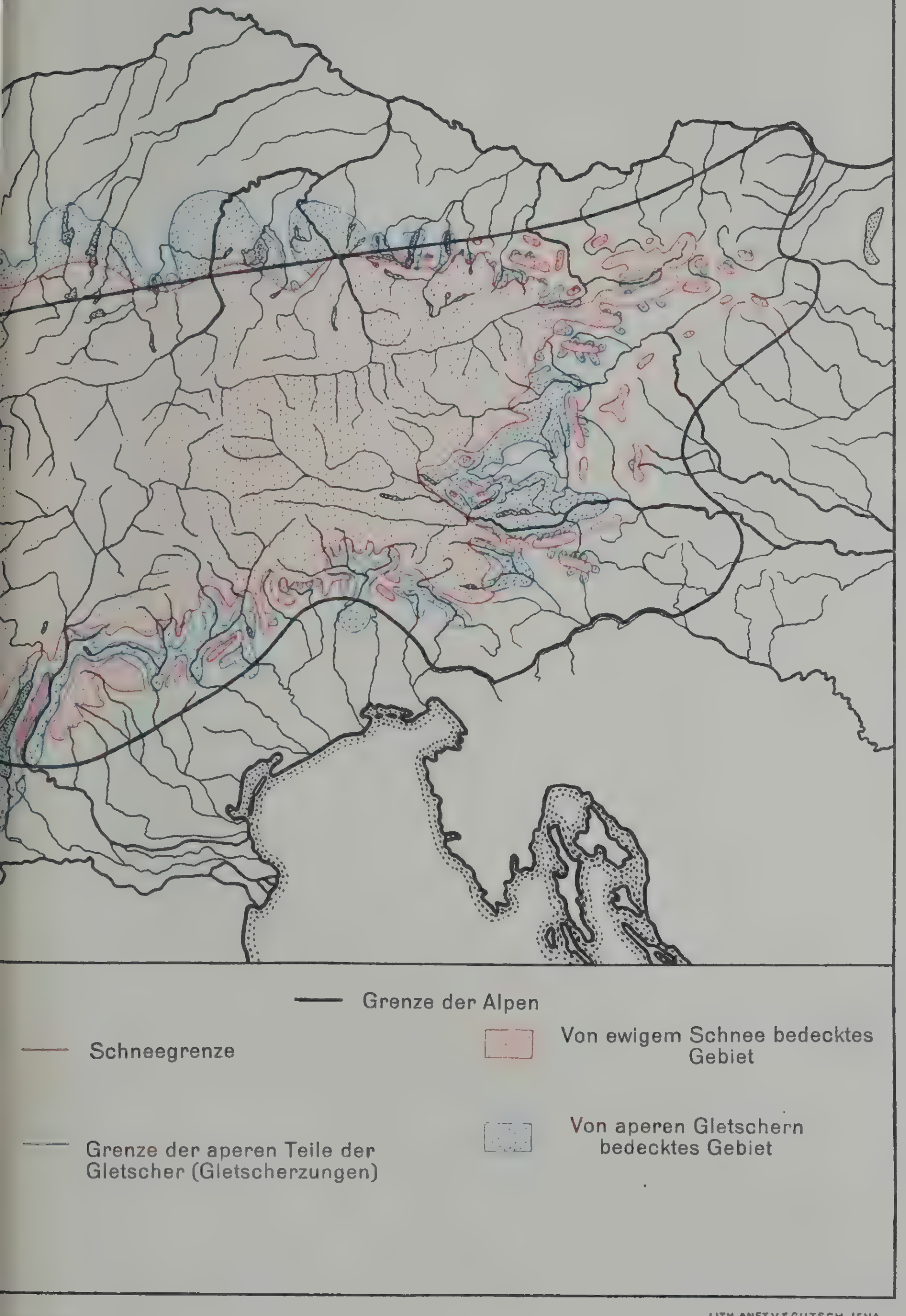
— Über eine bemerkenswerte, neue Rasse des *Pterostichus maurus* DUFT. Coleopt. Centralbl. **1**, 249 (1926).





Heberdey.

VERLAG VON G



CHER IN JENA.

LITH. ANST V. E. GILTSCH, JENA.



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Das Weltbild der Erdgeschichte

Von

Prof. Dr. L. Kober
Wien

Mit 17 Abbildungen und einer geologischen Karte

VIII, 160 S. gr. 8° 1932 Rmk 6.50, geb. 8.—

Die tragende Idee dieses Buches ist, all das, was in den fünf Kapitelüberschriften angedeutet ist, geologisch zu sehen, zu zeigen, daß überall das gleiche Geschehen ist, das gleiche große Gesetz.

Die Darstellung ist frei, kurz, bündig, jedoch nicht populär. Jeder Gebildete kann das gut ausgestattete Buch lesen und verstehen.

Vorwort:

Das „Weltbild der Erdgeschichte" ist auf den großen allgemeinen Tatsachen der Geschichte der Erde und des Lebens aufgebaut. Es fußt auf der Erkenntnis, daß alles Werden in uns und um uns in langer Evolution entstanden, geologisches Geschehen und eine Einheit ist.

„Weltbild der Erdgeschichte" — geologisches Geschehen, das von den ersten Anfängen auf die Gegenwart führt, das wir in den großen Linien erkennen. Auf die materielle Evolution folgt die animale. Aus dieser geht die Entwicklung des Menschen und seines Geistes hervor. Was früher getrennt war, wird im Menschen Einheit und steigt im menschlichen Geiste zu den höchsten Stufen der Entwicklung.

So wird Evolution Synthese, wie auch der Mensch und diese Arbeit hier Synthese ist des Geistes der Evolution, Synthese des Sinnes unseres Seins, alles Seins.

Sinn, geologische Aufgabe unserer Zeit ist: sie soll Mittlerin zwischen der Vergangenheit und der Gegenwart sein, sie soll Altes und Neues organisch verbinden, sie soll bewußt den Weg der Evolution in die Zukunft gehen. Dadurch unterscheidet sich unsere Generation grundsätzlich von der Vergangenheit. Neues soll werden, ein freies, großes, die Gegenwart überragendes Menschentum, das auf den Grundprinzipien der Evolution aufbaut: auf Freiheit, Wahrheit und Gerechtigkeit. Wir stehen heute dort, wo Schicksal Glaube ist, wo Erkenntnis Tat und Erfüllung werden kann, wo Ende und Anfang in allgemeiner Evolution zu neuem Leben im Reiche des Geistes verfließen.

Überreicht vom Verfasser

Sonderdruck aus „Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie". Bd. 143, Heft 2.
Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H. in Leipzig, 1933.

Zur Kenntnis der Tympanalorgane der Hydrocores.

Von

Fritz Wotzel.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Graz.)

Mit 18 Abbildungen im Text.

Inhalt.

Einleitung.

Eine etwas eingehendere Beschäftigung mit unseren einheimischen Wasserwanzen gab mir die Anregung, mich mit den als Tympanalorgane gedeuteten stiftführenden Sinnesorganen dieser Rhynchotengruppe näher zu befassen. Es stellte sich bei Heranziehung der entsprechenden Literatur heraus, daß insbesondere die Kenntnis der feineren Histologie dieser Organe als recht unvollständig bezeichnet werden muß, sind doch bisher erst zwei Arten, nämlich *Plea* und *Corixa* daraufhin untersucht worden. Das veranlaßte mich, die Tympanalorgane dreier häufiger und leicht zu beschaffender Arten der *Hydrocores*, und zwar von *Notonecta glauca*, *Naucoris cimicoides* und *Nepa cinerea*, einer genaueren Untersuchung zu unterziehen. Die Ergebnisse, zu denen ich dabei kam, ließen es angezeigt erscheinen, die bereits vorhandenen Angaben über die betreffenden Organe von *Plea* und *Corixa* nachzuprüfen. Diese erwiesen sich denn auch in der Tat als lückenhaft, ja geradezu unrichtig, wie noch gezeigt werden wird.

Um nun auf den bisherigen Stand unserer Kenntnisse von diesen Organen kurz einzugehen, so ist darüber folgendes zu sagen. Es handelt sich bloß um zwei Arbeiten, die hier in Frage kommen. Die ältere Publikation ist die von Hagemann (1910), die sich mit dem Tympanalorgan von *Corixa* beschäftigt.

Ihr folgte eine Arbeit von Wefelscheid (1912) über die Biologie und Anatomie von *Plea minutissima*, die Mitteilungen über das Tympanalorgan dieser sowie einiger anderer Arten der *Hydrocores* enthält. Die betreffenden Abschnitte in dem zusammenfassenden Werke von Eggers über die stiftführenden Sinnesorgane der Insekten (Berlin 1928) sowie in der in letzter Zeit erschienenen Biologie der Rhynchoten von Weber (Berlin 1930) basieren ausschließlich auf den oben genannten beiden Arbeiten.

Nach Hagemann liegt das Tympanalorgan von *Corixa*, das Garner erstmals 1865 erwähnte, aber irrtümlicherweise für einen Teil des Schallapparates gehalten hatte, unter der Basis des Vorderflügels, in dem lufthaltigen, seitlichen, von der Subcoxalplatte bedeckten Hohlraume des Mesothorax, dicht oberhalb des zweiten Stigmas. Es besteht aus einem radiär gestreiften Tympanum, dem ein umfangreicher, in einen nach hinten gerichteten Kolben auslaufender Buckel aufsitzt. Von einem an der Vorderfläche dieses Buckels liegenden Höcker sollen sich zwei je eine stiftführende Sinneszelle enthaltende Stränge, die sich an dessen Innenseite ansetzen, zu einem unter dem hinteren Teile des Tympanums gelegenen Ganglion ziehen, das die Verbindung mit dem Centralnervensystem herstellt. Vom zweiten Stigma geht dorsalwärts ein starker Tracheenast aus, dessen eine Wand sich eng an die Innenseite des Tympanums legt.

Nach den Angaben Wefelscheids wird das Organ von *Plea* durch eine im Integument des Mesothorax an analoger Stelle wie bei *Corixa* ausgespannte, eigentümlich gestreifte Membran gebildet, die etwas trichterförmig gekrümmt ist und im Centrum einen zapfenartigen Höcker trägt. An diesem Höcker setzt sich innen der von der Dorsalseite herabkommende Nerv an, der angeblich ein einziges amphinematisch fixiertes Stiftchen enthält. Die Frage, ob eine Tracheenblase vorhanden ist, läßt Wefelscheid offen. Da die Untersuchung eines so kleinen Objektes wie *Plea minutissima* mancherlei Schwierigkeiten bot, zog Wefelscheid den nahe verwandten Rückenschwimmer (*Notonecta glauca*) öfters zum Vergleiche heran und macht auch über dessen Tympanalorgan einige Angaben, auf die ich ebenso wie auf die speziellen histologischen Befunde beider Autoren an entsprechender Stelle noch einzugehen habe. Ferner hat er ähnlich gestreifte Membranen in der gleichen Lage bei *Naucoris* und *Nepa* gesehen, ohne jedoch mehr als die Tatsache ihres Vorhandenseins festzustellen.

Der nachfolgenden Beschreibung der von mir untersuchten Tympanalorgane seien einige Bemerkungen über die Methode vorausgeschickt, die bei der Herstellung der erforderlichen Schnittserien angewendet wurde. Die hierzu bestimmten Tiere wurden mit Äther betäubt und sodann die beiden Flügel hart an ihrer Basis, die Beine, Prothorax und Abdomen mit einer scharfen Scheere rasch abgetrennt und der verbleibende Meso- und Metathorax in Cerfontaine fixiert. Nach der Fixierung teilte ich die Thoraxstücke in der Medianebene, um das Eindringen der Einbettungsmedien möglichst zu erleichtern, und brachte sie hierauf in Diaphanol (Chlordioxyd-Essigsäure), welches die Bleichung und Erweichung des spröden Chitins in ausgezeichneter Weise bewirkte. Eingebettet wurde in Celloidin-Paraffin. Als geeignetste Schnittdicke erwies sich 7,5 μ. Beim Schneiden mußte jeder Schnitt eigens mit Mastixkollodium überzogen werden, um ein Zerbröckeln zu verhindern. Die Schnitte klebte ich mit Eiweißglycerin auf. Nichtsdestoweniger war es notwendig, die Objektträger beim Fär-

ben (meist mit Eisenhämatoxylin) mit Photoxylin zu überziehen, damit sich die Chitinteile der Schnitte nicht loslösten. Auf diese Weise wurden von jeder der untersuchten Arten mehrere lückenlose Serien sowohl von Frontal- als auch von Querschnitten durch Meso- und Metathorax gewonnen.

I. Das Tympanalorgan von Notonecta glauca.

Einleitend führe ich die Beobachtungen an, die Wefelscheid, wie schon erwähnt, an diesem Objekte, und zwar an Totopräparaten des Organes, gemacht hat. Er hebt zunächst die Lage der Tympanalmembran hervor, die der bei *Plea* genau entsprechen soll, und sagt dann über die eigentümliche Streifung der Membran folgendes: »Viel deutlicher als bei *Plea* ist die Streifung der Membran bei *Notonecta*. Hier sieht man bei starker Vergrößerung deutlich, daß der einzelne Streifen weiter nichts ist als eine Falte der Membran. Alle Streifen sind ungefähr gleich stark und reichen bis zum Ende der Membran. Der Hauptunterschied von den Membranen von *Plea* und *Corixa* ist, daß senkrecht zur Hauptstreifung eine viel feinere Streifung verläuft, die natürlich nicht mehr als radiär bezeichnet werden kann, sondern eher eine konzentrische genannt werden muß. Die Riefen dieser feineren Streifung machen alle durch die radiäre Streifung verursachten Unebenheiten mit, so daß sie einen ziemlich wellenförmigen Verlauf bekommen.«

Die Bildungen in der Mitte der Membran bezeichnet Wefelscheid als eine ziemlich umfangreiche zweigeteilte Ausstülpung, die ihrer Form nach dem Höcker bei *Corixa* ähneln soll. Dicht neben ihr sah er die Endigung des Scolopariums. Einen eingelagerten Stift konnte er nicht beobachten, spricht jedoch die Vermutung aus, es möchte sich hier, wie bei *Plea*, um eine monoscolopales Organ handeln. Schließlich erwähnt Wefelscheid noch die große Tracheenblase, die sich unter der Membran ausbreitet und die ihren Ursprung vom zweiten Stigma nimmt. Ganz richtig hebt er an ihr hervor, daß sie nirgends die typischen Spiralfaden vermissen lasse.

Ich gehe nun zu meinen eigenen Befunden über. Wenn man den Deckflügel hart an seiner Basis abtrennt (zweckmäßig wird auch der Prothorax entfernt) und mit stärkerer Vergrößerung seitlich, doch etwas mehr von der Dorsalseite her, da sonst die zweite Subcoxalplatte störend wirkt, auf das Tier sieht, so fällt einem die gelbliche, eigentümlich gestreifte und bei entsprechender Beleuchtung lebhaft glänzende Tympanalmembran bald ins Auge. Wie bei *Plea* liegt sie unmittelbar vor und etwas oberhalb vom zweiten Stigma, das ja die Grenze zwischen Meso- und Metathorax markiert, und reicht mit ihrem Vorderrande knapp an die Basis des Deckflügels heran. Das Organ gehört also, das sei nochmals hervorgehoben, dem Mesothorax an. Ein metathoracales Paar von Tympanalorganen, wie ich es bei *Nepa* und *Naucoris* entdeckt habe, konnte ich bei dieser Art nicht auffinden.

Die Form der Membran ist, wie aus Abb. 1, die eine Totalansicht des Organes gibt, ersehen werden kann, annähernd elliptisch. Das Tym-

panum läuft jedoch nach der Dorsalseite in einen kurzen Zipfel aus (*dfo*) und scheint auch nach vorn einen längeren zipfelartigen Fortsatz (*vfo*) zu entsenden. Im Schnittpräparat erkennt man aber, daß der letztere seiner Beschaffenheit nach von der eigentlichen Tympanalmembran abweicht. Sieht man von den beiden Fortsätzen der Membran ab, so ergibt sich als größte Erstreckung des Tympanums (auf einer durch den centralen Höcker gehenden Linie gemessen) 0,48 mm, die man entsprechend dem elliptischen Charakter der Membran auch als deren

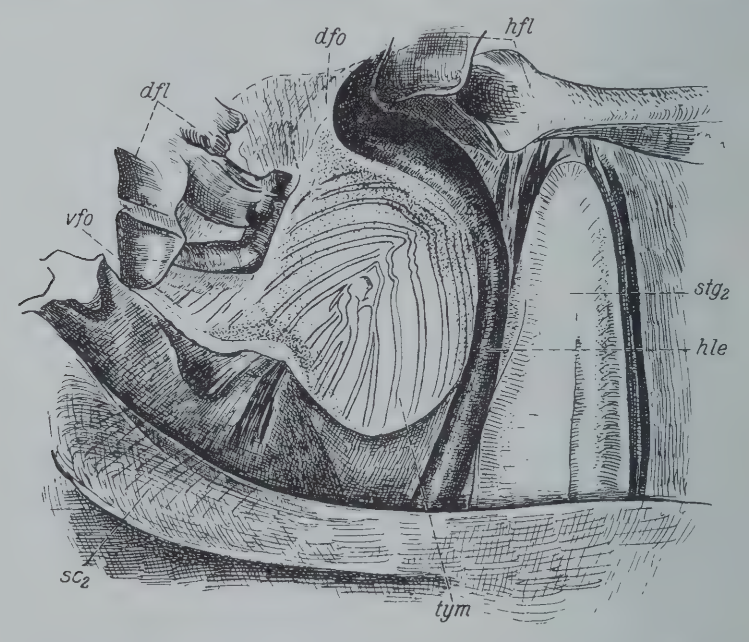


Abb. 1. *Notonecta glauca.* Ansicht des Organes der linken Seite. Die Flügel sind bis an ihre Basis entfernt. *dfl* Deckflügelbasis, *dfo* dorsaler Fortsatz, *hfl* Hinterflügelbasis, *hle* hintere Umrahmung, sc_2 Subcoxalplatte 2, st_2 mesothoracales Stigma, *ty* Tympanalmembran, *vfo* vorderer Fortsatz.

große Achse bezeichnen kann, und demgemäß für die kleine Achse ein Wert von 0,32 mm. Das Organ ist etwas schräg gestellt, derart, daß die große Achse im spitzen Winkel zur Längsachse des Tieres nach vorn gerichtet steht. Die Tympanalmembran ist ferner nicht parallel zur Medianebene des Tieres ausgespannt, sondern kehrt ihre Fläche etwas nach vorn und ventralwärts. Die Einkrümmung der Membran ist nicht sehr ausgeprägt und an den Schnitten durch das Organ kaum zu erkennen. Die charakteristische Streifung des Tympanums, hervorgerufen durch Faltung, darf man nicht ohne weiteres als radiär bezeichnen. Wirklich radiär verläuft nur ein Teil der Falten, nämlich die, welche

vom unteren Vorderrande der Membran zum Centralhöcker hinziehen. Die übrigen Streifen laufen, am oberen Vorderrande der Membran beginnend, in ihrer Mitte oft etwas eingeknickt, bogenförmig nach dem unteren Hinterrande durch. An den Falten sind auch Verzweigungen zu beobachten. Die feinere konzentrische Streifung, die WEFELSCHEID hervorhebt, konnte ich nicht finden. Von einer umfangreichen zweigeteilten Ausstülpung in der Mitte der Membran zu reden, geht bei diesem Objekte nicht an. Ich habe die betreffende Partie des Tympanums in Abb. 2 abgebildet, wozu ich bemerken will, daß die mit *s* bezeichneten Streifen hier die rillenartigen Vertiefungen der Membran darstellen, die Falten aber den dazwischenliegenden punktierten Stellen entsprechen. Man sieht in der Mitte der Membran ein Gebilde (*tymi*), das man allenfalls einen undeutlichen, flachen Höcker nennen kann. Was die Umgrenzung der Tympanalmembran anbelangt, so ist ein ausgesprochener Rahmen an ihrem ganzen Hinterrande entwickelt (Abb. 1, *hle*), in Gestalt einer ziemlich breiten, bogenförmigen Leiste, die sich vom dorsalen Ende des Tympanums herabzieht und über die ventrale Begrenzung der Membran hinausreicht. Sie wird durch eine Falte des Integuments gebildet und weist eine charakteristische, schuppenartige Behaarung auf, die namentlich an Schnitten durch ihre dorsale Hälfte gut zu erkennen ist. Die übrige Begrenzung bietet nichts Bemerkenswertes. Die zarte, helle Membran hebt sich von dem dunkeln, starken Chitin ihrer Umgebung deutlich ab, das im ventralsten Teil etwas unter sie hineinreicht und hier durchschimmert. Der oberste Vorderrand des Tympanums wird meist durch Teile des Deckflügels überlagert, die aber kaum zu entfernen sind, ohne die Membran zu verletzen.

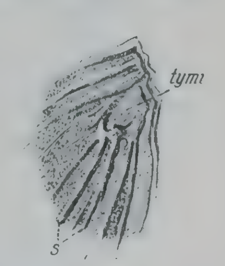


Abb. 2. *Notonecta glauca*. Ansicht der centralen Partie des Tympanums. *s* Streifen der Tympanalmembran, *tymi* Centralgebilde der Membran.

Ich komme nun zum Bild, welches das Organ im Schnitte bietet. Abb. 3 stellt einen Schnitt dar, der waagerecht verlaufend (Frontalschnitt durch den Thorax) in der Höhe des vorderen Fortsatzes durch das Organ hindurchgeht. Von dem zarten Häutchen des zweiten Stigmas (stg_2) steigt ziemlich steil und an ihrem Übergang in das Tympanum abgerundet die hintere begrenzende Leiste (*hle*) an, hier quer durchschnitten. Es folgt dann das Tympanum selbst mit seiner regelmäßigen Fältelung, die ja die charakteristische Streifung erzeugt. Es sei hier eingeschoben, daß die Tympanalmembran bei Färbung mit EHRLICH-Hämatoxylin-Eosin immer eine tiefviolette Farbe annimmt, während

das angrenzende Chitin dann stets eine Sonderung in zwei Schichten erkennen läßt, nämlich in eine äußere gelblichbraune und eine innere

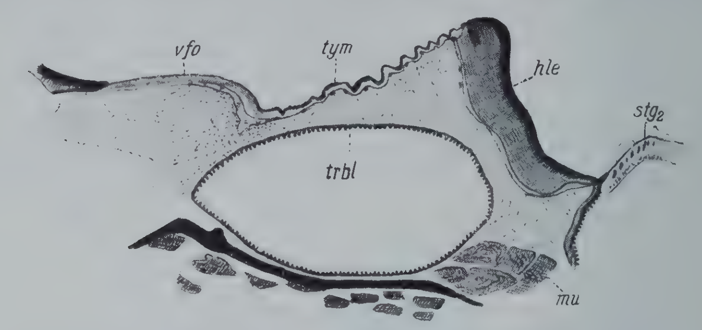


Abb. 3. *Notonecta glauca.* Schnittbild des Organes aus einem Frontalschnitt durch den Thorax. Der Schnitt trifft das Organ in der Höhe des vorderen Fortsatzes. *mu* Muskulatur, *trbl* Tracheenblase.

rosa gefärbte. Unter der Membran bemerkt man eine zarte, einschichtige Hypodermis mit länglichen Zellkernen, welche sich in ihrem Verlaufe

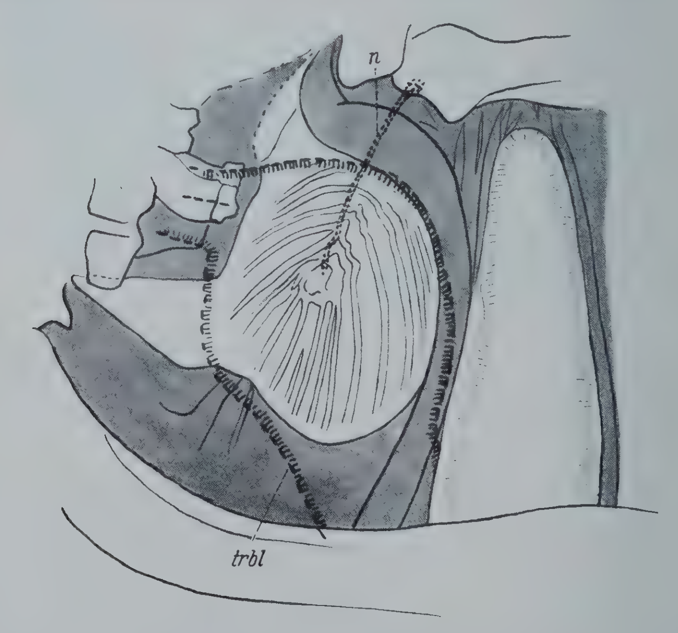


Abb. 4. *Notonecta glauca.* Schema des Organes, Verlauf des Scolopariums *n* und der Tympanaltrachee *trbl* gestrichelt.

der Faltung eng anschmiegt. Man erkennt an Schnitten, die den vorderen Fortsatz der Tympanalmembran treffen, daß dessen Oberfläche, die auch Andeutungen einer Faltung zeigt, in ihrem ganzen Verlaufe dicht

und fein behaart ist. Unter dieser zarten Grenzschicht stößt man noch auf eine solche aus faserig differenziertem Chitin. An der Grenze des Fortsatzes gegen die eigentliche Tympanalmembran ist auch die Hypodermis stärker entwickelt. Weiter nach einwärts wird dann das große Lumen der Tracheenblase erkennbar. Diese Tracheenerweiterung liegt dem Tympanum nirgends an, vielmehr bleiben beide stets durch einen Zwischenraum getrennt, der an den Schnitten im allgemeinen von einem feinkörnigen Gerinnsel erfüllt wird. Die dem Tympanum zugekehrte Wandung der Trachee zeigt hier im Gegensatz zu den anderen untersuchten Arten kaum eine zartere Ausbildung als die ihm abgekehrte. Dieser Tracheenast, dessen Verlauf unter der Tympanalmembran ich in Abb. 4 (*trbl*) angedeutet habe, nimmt seinen Ursprung vom zweiten Stigma und erreicht dann unter der centralen Partie des Tympanums seine größte Ausdehnung. Unterhalb des oberen Vorderrandes der Membran verengert er sich wieder rasch und teilt sich in einige dünne Zweige, die in die Muskulatur des Körperinneren eindringen. Abb. 5 gibt das Bild wieder, welches das Organ an Querschnitten durch den Mesothorax zeigt.

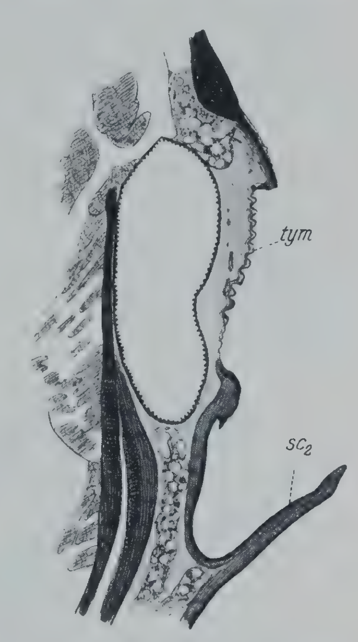


Abb. 5. *Notonecta glauca.* Schnittbild des Organes aus einem Querschnitt durch den Thorax. Der Schnitt geht durch das Centrum des Tympanums.

Ich wende mich nun der Schilderung des nervösen Apparates zu. Ich werde mich dabei sehr oft der von EGGERS geprägten Bezeichnungen Scoloparium und Scolopidium bedienen. Zu ihrer Erläuterung sei gesagt, daß man unter Scolopidium die einzelne Sinneszelle mit dem entsprechenden Stift sowie den zugehörigen stützenden Zellelementen versteht. Mehrere solcher Scolopidien, im vorliegenden Falle zwei, meist aber eine größere Anzahl, bilden zusammen das Scoloparium. Das Scoloparium stellt bei *Notonecta* einen einheitlichen Strang dar, der sich immer nahe unter dem Integument schräg nach hinten und dorsalwärts hinzieht. Es reicht bis über die die Hinterseite des Tympanums begrenzende Leiste hinaus, wo, wie gezeigt werden wird, die zugehörigen Sinneszellen liegen. Sein Verlauf ist in Abb. 4, *n* angedeutet. Wenn man zunächst

von der Anheftungsstelle des Scoloppariums am Tympanum ausgeht, so sieht man an einem Frontalschnitt durch das Organ (Abb. 6a) an einer Auffaltung in der Mitte der Membran, die sich von den anderen Falten keineswegs besonders abhebt, ein faseriges Bündel ansetzen, das sich in den nächsten Schnitten (Abb. 6b) offenbar aus zwei Portionen bestehend erweist. Auch sie sind stark faserig differenziert und enthalten langgestreckte, intensiv gefärbte Gebilde, die vielleicht durch verklebte Fasern hervorgerufen werden. Um diese Anheftungsstelle gruppieren sich außerdem Zellen mit rundlichen Kernen. Auch scheinen mehr seitlich von ihr einige unbedeutende Membranverdickungen des Tympanums vorhanden zu sein, die sich jedoch am Totopräparat des Organes nicht recht lokalisieren ließen. Es folgt dann ein langes, einheitlich faseriges Stück des Scolopari-

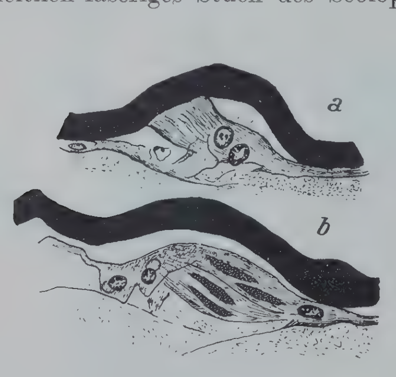



Abb. 6.

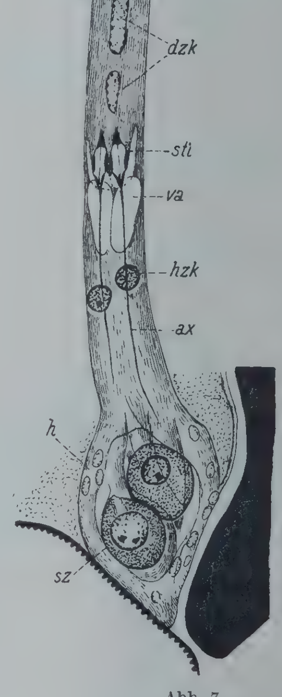


Abb. 7.

Abb. 6. *Notonecta glauca.* Ansatz des Scoloppariums am Tympanum in zwei aufeinanderfolgenden Frontalschnitten a und b.

Abb. 7. *Notonecta glauca.* Etwas schematisierte Rekonstruktion des basalen Teiles des Scoloppariums. *ax* Achsenfaden, *dzk* Kerne der beiden Deckzellen, *h* Hülle der Sinneszellen, *hzk* Hüllzellkern, *sti* Stift, *sz* Sinneszelle, *va* Vacuole.

ums. Erst außerhalb des das Tympanum hinten begrenzenden Rahmens, nahe an der Dorsalgrenze des Organes, stößt man in dem Strange des Scoloppariums auf zwei längliche, hintereinander liegende Zellkerne (Abb. 7, *dzk*), und hart auf sie folgen zwei dicht nebeneinander liegende Stifte, welche ihrer Form nach mit den bei *Plea* und *Corixa* beobachteten gut übereinstimmen. Ihre Länge beträgt 0,015 mm, ihre Breite 0,0023 mm. Ihre Gestalt ist spindelförmig. Sie zeigen eine basale Wandverstärkungszone, die aus mehreren Rippen be-

steht, wie das auch bei dieser Art für die mittlere Zone anzunehmen sein dürfte. Beide sind ebenso wie die fein ausgezogene Spitze des Stiftes intensiv gefärbt. Jederseits von den Stiften sah ich zwei spitz zulaufende, lichte Stellen. Möglicherweise liegen hier die Grenzen zwischen Hüll- und Deckzellen. Jeden der beiden Stifte verläßt an ihrer Basis ein wegen seiner Färbung deutlich erkennbarer Achsenfaden (*ax*), der übrigens schon innerhalb der Stifte sichtbar ist. Jeder dieser Fäden wird bei seinem Austritt aus dem Stift von einer länglichen Vacuole (*va*) umschlossen, denn als solche muß man die hellen homogenen Stellen im Scoloparium deuten. Dicht hinter den Vacuolen trifft man dann auf zwei kugelige Zellkerne (*hzk*). Die Achsenfäden lassen sich noch ein beträchtliches Stück über diese beiden nebeneinander liegenden Zellkerne hinaus verfolgen. Das Scoloparium tritt sodann in Beziehung zu zwei ansehnlichen ovalen und granulösen Zellen mit großen runden Zellkernen (*sz*), die von einer aus einer großen Anzahl von Zellen gebildeten Hüllschicht (*h*) umschlossen in dem Winkel liegen, der zwischen Integument und der Wandung eines ganz nahe an dieses heranreichenden Tracheenastes entsteht. Dieser Tracheenast steht in keiner Beziehung zu der Tympanaltrachee, geht aber wie diese vom Hauptstamm des zweiten Stigmas aus. Die Hülle der beiden großen Zellen ist hier anscheinend sowohl mit der Hypodermis als auch mit der Matrixschicht der Trachee verwachsen. Der Strang des Scolopariums teilt sich beim Eintritt in dieses Gebilde in einige zipfelartige Faserzüge. An dieser Stelle verlieren sich auch die beiden Achsenfäden, ohne daß sich ihre Auflösung in Neurofibrillen feststellen ließe (Detailbild eines Schnittes durch eine der beiden Sinneszellen, Abb. 8).

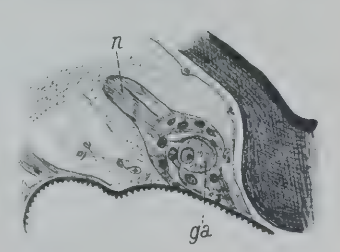


Abb. 8. *Notonecta glauca.* Detail zu Abb. 7.

Man erkennt unschwer, daß hier sämtliche Elemente der Scoloparien echter Tympanalorgane vorhanden sind. Die beiden distal von den Stiften gelegenen Zellkerne wird man nach der gebräuchlichen Terminologie als den beiden Deckzellen angehörend bezeichnen müssen, während die kugeligen, proximal von den Stiften liegenden die beiden Hüllzellkerne darstellen. Die zwei auffallenden granulösen Zellen sind ohne Zweifel die den beiden Stiften entsprechenden Sinneszellen, obgleich ich gestehen muß, daß ich über die Art der Verbindung zwischen Stift und Sinneszelle keine Klarheit gewinnen konnte. Von den Spitzen der Stifte sah ich keine Endfäden nach der Anheftungsstelle am Tym-

panum verlaufen, muß also das Scoloparium als mononematisch bezeichnen. Daß ich den Endfaden übersehen habe, ist nicht wahrscheinlich, da ich dieselbe negative Feststellung auch an allen übrigen untersuchten Arten machte. In dem von Gerinnsel erfüllten Raume zwischen Tympanum und Tracheenwandung sind bei *Notonecta* noch andere zellige Elemente zu erkennen. In Schnitten, die in dorsoventraler Richtung durch das Organ hindurchgehen, bemerkt man ein äußerst zartes Ligament, das von dem ventralen Teile der dem Tympanum zugekehrten Tracheenwandung nach der Dorsalgrenze der Tympanalmembran ausgespannt ist, an das Zellen von verschiedener Größe angelagert erscheinen. Eine Anhäufung runder Zellen von unterschiedlicher Größe findet sich auch an der Grenze von Tympanum und hinterem Rahmen in der dorsalen Hälfte. Endlich zieht sich noch von diesem Dorsalrande eine lockere Reihe von Zellen nach dem Scoloparium, mit dem sie nahe an seiner Anheftungsstelle an die Tympanalmembran durch feine faserartige Bildungen in Beziehungen treten.

II. Die Tympanalorgane von Naucoris cimicoides.

Bei *Naucoris* sind ebenso wie bei *Nepa* zwei Paare von Tympanalorganen vorhanden, nämlich außer dem mesothoracalen noch ein metathoracales. Das mesothoracale Organ hat ganz dieselbe Lage wie bei *Notonecta* und im Prinzip den gleichen Bau. Es wurde auch schon, wie erwähnt, von Wefelscheid gesehen. Es ist nicht viel kleiner als das der vorigen Art. Die Länge der großen Achse beträgt ungefähr 0,4 mm, die der kleinen 0,32 mm. Doch erscheint die große Achse zur Längsachse des Tieres stärker nach vorn geneigt. Die sich daraus ergebende schrägere Lage des Organs hängt wohl mit der starken dorsoventralen Abplattung des Tieres zusammen, die an den Seiten wenig Raum läßt. Eine Totalansicht des Organes gibt Abb. 9. Das Tympanum ist namentlich in seinem hinteren Teile viel stärker eingekrümmt, und auch die hintere Umrahmung zeigt eine von den Verhältnissen bei *Notonecta* etwas abweichende Form. Der hintere Rahmen wölbt sich hier im Vergleich zu Frontalschnitten des Organes von *Notonecta* spitz zulaufend bogenförmig gegen die Tympanalmembran vor. Er erscheint in der Totalansicht des Organes viel breiter und nicht leistenförmig, wie bei der vorigen Art. An Querschnitten durch den Thorax (Abb. 10) erhebt sich das Organ förmlich napfartig über das umgebende Integument. Der Verlauf der Streifung bzw. Faltung kann aus Abb. 9 ersehen werden. Die Falten verzweigen sich ziemlich stark. Ein bandartiger Ausläufer nach vorn und der dorsale Fortsatz der Tympanalmembran erinnern dagegen

wieder an die Verhältnisse bei *Notonecta*. Der Ansatz des Scolopariums wird bei *Naucoris* durch einen sehr deutlich sichtbaren zapfenartigen



Abb. 9. *Naucoris cimicoides*. Ansicht des linksseitigen mesothoracalen Tympanalorganes.

Vorsprung der Membran äußerlich gekennzeichnet, den auch schon WEFELSCHEID erwähnt. Ein erweiterter Tracheenast ist auch an diesem Organe unter dem Tympanum vorhanden, dessen der Membran zugekehrte Wandung äußerst zart entwickelt ist und der der charakteristische Spiralfaden zu fehlen scheint, obgleich sie wie bei *Notonecta* stets durch einen Zwischenraum vom Tympanum getrennt bleibt. Ich habe nun zuerst bei *Nepa cinerea* am Metathorax, knapp vor dem dritten Stigma ein zweites Paar von Tympanalorganen entdeckt, das dort wegen seiner Färbung (rote Äderung der Membran und schwarzer Centralhöcker) trotz seiner etwas versteckten Lage unschwer als solches zu erkennen ist. Es gelang mir dann auch, ein derartiges Organ bei *Naucoris* nachzuweisen, und zwar sah ich es zuerst an Schnittpräparaten. Am Tier findet man diese metathoracale Tympanalmembran, wenn man von der Einlenkungsstelle des zweiten Flügels die hellgelbliche zarte Integumentpartie, welche sich von hier nach hinten zieht, bis in ihren hin-



Abb. 10. *Naucoris cimicoides*. Schnittbild des mesothoracalen Organes aus einem Querschnitt durch den Thorax.

tersten Winkel verfolgt. Dieser selbst wird von der Tympanalmembran eingenommen, die nur durch den schmalen Grenzrand des Metathorax von dem dritten Stigma geschieden ist. An dem Tympanum ist von außen auch bei stärkerer Vergrößerung nicht viel zu erkennen. Höchstens sieht man bei günstiger Beleuchtung Andeutungen der charakteristischen Streifung. Wie ein Frontalschnitt durch dieses Organ zeigt, ist ein erweiterter Tracheenast in der Nähe des Tympanums vorhanden, dessen Wandung jedoch gleichmäßig ausgebildet ist (Abb. 11).

In bezug auf die Histologie des mesothoracalen Organes kann ich mich kurz fassen. Der Bau und Verlauf des Scolopariums gleicht dem bei *Notonecta* ungemein. Der Ansatz des Scolopariums reicht in den zapfenartigen Höcker hinein, der sich im Centrum der Membran erhebt. Eine leicht schematisierte Ansicht des basalen Teiles des Scolopariums



Abb. 11. *Naucoris cimicoides.* Frontalschnittbild durch das metathoracale Organ.

gibt Abb. 12 wieder. Man kann hier der Reihe nach wieder Deckzellen, Stifte, Vacuolen, Hüllzellen und schließlich die beiden Sinneszellen unterscheiden. Die Länge der Stifte beträgt 0,012 mm, ihre Breite 0,0028 mm. Die Sinneszellen samt ihrer Hülle liegen in einer Nische, die derart zustande kommt, daß der hinterste Rand des Mesothorax in das Körperinnere hinein vorspringt und sich nach vorn hakenartig umbiegt. Die Hülle mit ihren Sinneszellen erscheint durch zwei kurze ligamentähnliche Stränge an der diese Nische auskleidenden Hypodermis befestigt. Von den beiden Hüllzellkernen an bis in die Nähe der Sinneszellen ist eine Auffaserung der Achsenfäden in ein Neurofibrillenbüschel zu beobachten. Auch hier sind also alle das Scoloparium zusammensetzende Elemente in der Zweizahl vorhanden.

Die Histologie des metathoracalen Organes bietet manches Bemerkenswerte. Eine schematische Darstellung des nervösen Apparates dieses Organes liegt in Abb. 13 vor. Das Scoloparium ist hier an seinem

Ansatze an die Hypodermis des Tympanums in zwei allerdings nahe beieinander liegende Äste geteilt, die sich erst in einiger Entfernung von der Membran zu einem einheitlichen Strange vereinigen, der aus den nämlichen Elementen wie das mesothoracale Scoloparium aufgebaut ist. Er ist ebenfalls discolop und enthält zwei Deck- und zwei Hüllzellen. Vacuolen wurden nicht beobachtet. Die beiden Sinneszellen liegen mehr hintereinander in einer schwach entwickelten Hülle. Das ganze Scoloparium ist an einem Tracheenaste befestigt, der, von der Hinterseite des



Abb. 12. *Naucoris cimicoides.* Leicht schematisierte Darstellung des basalen Teiles vom Scoloparium des mesothoracalen Organes. *sz* Sinneszelle, *lig?* Ligament.

Abb. 13. *Naucoris cimicoides.* Schematische Darstellung des nervösen Apparates des metathoracalen Organes. *sz* Sinneszelle.

Organes herkommend, in ziemlicher Entfernung vom Tympanum schräg nach vorn und außen verläuft. Seitlich vom Scoloparium nach hinten zu stößt man in geringer Entfernung von der Tympanalmembran auf eine Anhäufung kleiner, ovaler Zellen, die sowohl untereinander als auch mit der Hypodermis des Tympanums durch äußerst zarte fadenförmige Fortsätze in Verbindung stehen. In dieser Zellgruppe fällt eine wesentlich größere eiförmige Zelle besonders auf,

die durchaus den Eindruck einer Sinneszelle macht (*sz'*). Sie wird von einer faserigen Hülle mit eingelagerten Zellkernen umschlossen, die nach dem Körperinneren in einen gleichfalls faserig differenzierten Strang ausläuft. Dieser Strang enthält in seinem Verlaufe noch mehrere Zellkerne und zieht sich ein großes Stück parallel mit dem Scoloparium hin. Er ist wesentlich dünner als dieses. Schließlich biegt er nach der Stelle um, wo der Tympanalnerv anscheinend die Basis des Scoloparlums verläßt. Ob er sich mit diesem vereinigt, getraue ich mich nicht mit aller Bestimmtheit zu behaupten. Es ist aber nach den Schnittbildern sehr wahrscheinlich. Schließlich wäre noch zu sagen, daß den Stiften beider Organe ein Endfaden fehlt.

III. Die Tympanalorgane von Nepa cinerea.

Bei *Nepa* sind beide Paare von Tympanalorganen recht auffallend. Ich beschreibe zunächst das mesothoracale, das bereits von WEFELSCHEID festgestellt wurde (Abb. 14, Gesamtansicht von Meso- und Meta-

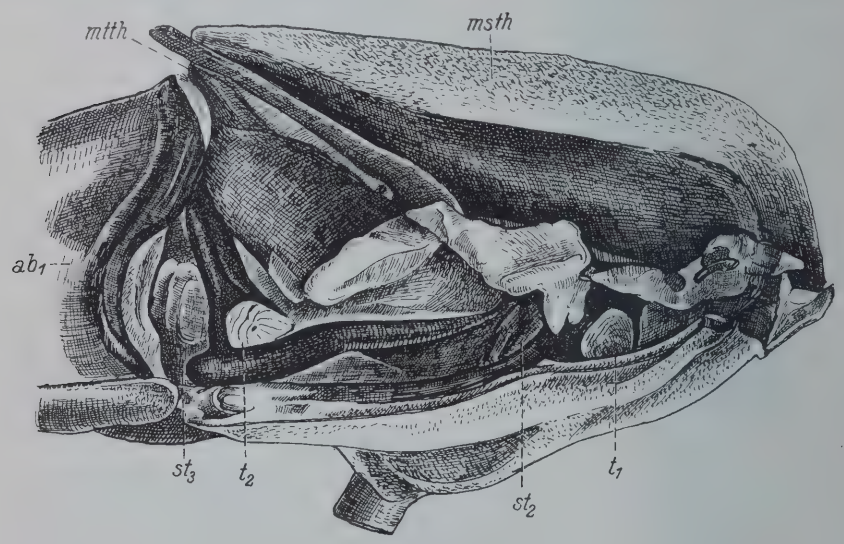


Abb. 14. *Nepa cinerea.* Ansicht von Meso- und Metathorax nebst einem Stück des 1. Abdominalsegmentes zur Erläuterung der Lage beider Tympanalorgane. ab_1 1. Abdominalsegment, *msth* Mesothorax, *mtth* Metathorax, st_2 und st_3 meso- und metathoracales Stigma, t_1 mesothoracales Tympanalorgan, t_2 metathoracales Tympanalorgan.

thorax t_1 und Abb. 15). Die Tympanalmembran ist hier fast kreisförmig und auf allen Seiten von ihrer Umgebung scharf abgesetzt. Ihr Durchmesser beträgt ungefähr 0,48 mm. Sie zeigt nach ihrem Centrum eine deutliche trichterartige Einsenkung. Fortsätze nach vorn und dorsalwärts sind nicht zu erkennen. Ihre Farbe ist ein ziemlich lebhaftes Gelb.

Die charakteristische Streifung wird durch eine rötliche Pigmentierung besonders schön hervorgehoben, die längs der Falten auftritt. Es ist dies derselbe rote Farbton, den man auf der Dorsalseite des Abdomens sowie an der Flügeladerung antrifft. Der Ansatz des Scoloparium wird durch einen länglichen runzeligen Höcker von schwarzer Farbe äußerlich markiert. Der hintere Rahmen des Tympanums hebt sich kräftig von dem umgebenden Integumente ab und ist breit und gerundet. Er tritt in seinem ventralen Teile in Beziehung zur dritten Subcoxalplatte, wodurch eine Scheidung zwischen meso- und metathoracalem, seitlichem Luftraume bewirkt wird. Die Schnittbilder des Organes erinnern an die bei *Naucoris*. Zur Ausstattung des Organes gehört auch

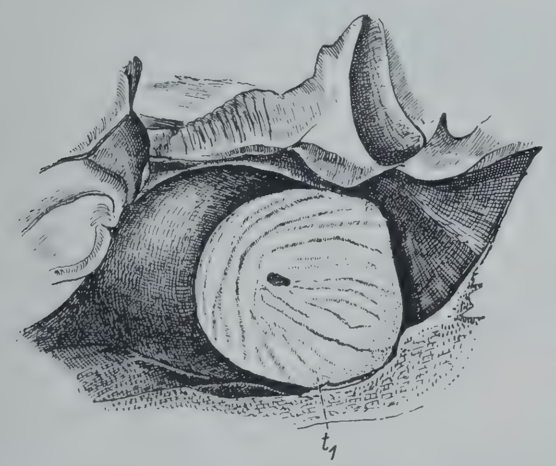


Abb. 15. *Nepa cinerea.* Tympanum des mesothoracalen Organes und seine Umrahmung.

hier die schon oft genannte Tracheenerweiterung. Wie bei *Naucoris* ist die dem Tympanum zugekehrte Wandung sehr zart.

Das zweite Paar von Tympanalorganen befindet sich in einigermaßen analoger Lage am Hinterrande des Metathorax hart vor dem dritten Stigma (Abb. 14, t_2 und Abb. 16). Der leistenartig ausgebildete Hinterrand des Metathorax (Abb. 16, *hr*) gabelt sich in der Höhe des dritten Stigmas in einen nach vorn und etwas ventralwärts gerichteten, sich rasch zuspitzenden Fortsatz sowie in einen nach der Ventralseite ziehenden Ast, der alsbald mit einer kräftigen Leiste (*hol*) verschmilzt, die in annähernd waagerechter Richtung, allmählich an Stärke zunehmend, von der Basis des zweiten Flügels herkommt und an der Grenze zwischen Thorax und Abdomen endet. Im hintersten Winkel zwischen beiden Leisten ist nun die Tympanalmembran ausgespannt. Sie erscheint nach

allen Seiten scharf umgrenzt bis auf eine Stelle an der Vorderseite, wo sie unmerklich in das zarte helle Integument übergeht, das in der Umgebung der Einlenkungsstelle des zweiten Flügels angetroffen wird. Die Art der Streifung und Pigmentierung entspricht ganz der des mesothoracalen Organes. Ihre Maße sind folgende: größte Erstreckung in dorsoventraler Richtung 0,32 mm, Entfernung des Hinterrandes von der offenen Stelle an der Vorderseite 0,43 mm. Zu den Detailbildern beider Organe sei noch bemerkt, daß ich in Abb. 15 den Verlauf der Pigmentierung und damit der Membranauffaltungen angedeutet

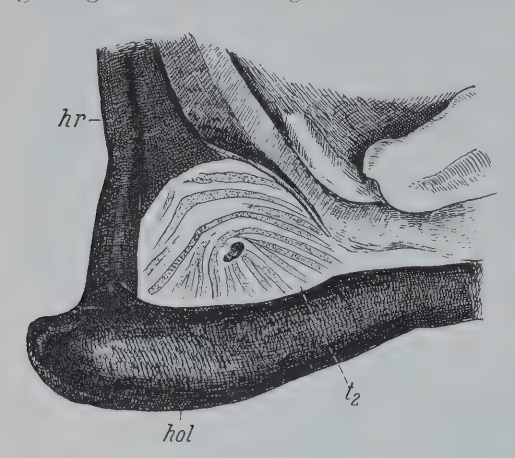


Abb. 16. *Nepa cinerea.* Tympanum des metathoracalen Organes und seine Umrahmung. *hol* horizontale Leiste des Metathorax, *hr* Hinterrand des Metathorax.

habe, während in Abb. 16 die rillenartigen Vertiefungen durch die punktierten Partien angegeben sind. An Schnitten durch das metathoracale Organ (Abb. 17) stößt man erst in größerer Entfernung vom Tympanum auf einen stärkeren Tracheenast mit gleichmäßiger Wandausbildung, den ich deshalb nicht als Tympanaltrachee ansehen möchte. Zwischen dieser Trachee und dem Tympanum verlaufen überdies noch feinere Tracheenverzweigungen. Dieser Raum enthält auch ziemlich viele wahrscheinlich bindegewebige Zellen unregelmäßig verstreut. Die Scolopparien beider Organe schließen sich in ihrem Bau auf das engste an die bereits besprochenen an. Im Scoloparium des metathoracalen Organes findet man gleichfalls sämtliche Bauelemente wieder. Es gleicht dem Scoloparium des entsprechenden Organes von *Naucoris,* sein Ansatzstück am Tympanum ist jedoch nicht geteilt.

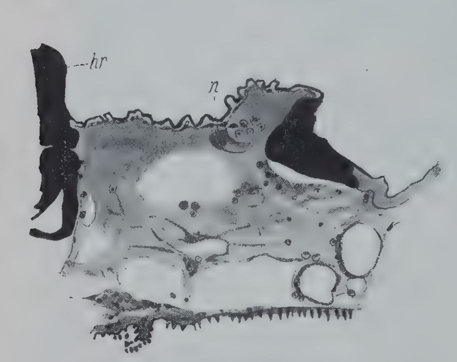


Abb. 17. *Nepa cinerea.* Metathoracales Organ im Frontalschnitte.

IV. Die Tympanalorgane von Corixa und Plea.

Hier ist nun der Ort, auf die histologischen Befunde der beiden Autoren HAGEMANN und WEFELSCHEID genauer einzugehen. Wie schon in der Einleitung erwähnt wurde, will HAGEMANN unter dem hinteren Teile des Rahmens des Tympanums ein Ganglion von kelchförmiger Gestalt festgestellt haben, das an seinem Boden den Tympanalnerv aufnimmt, während von seinem Rande an zwei gegenüberliegenden Stellen die beiden Scolopidien entspringen, die nach dem erwähnten Höcker des Tympanums laufen, wo sie sich anheften. Ein solches Ganglion wurde bisher an keinem Tympanalorgan beobachtet. An der Basis eines jeden Scolopidiums liegt nach HAGEMANN die zugehörige Sinneszelle, die angeblich direkt in die Stiftwand übergeht. Jedes Scolopidium enthält einen gestreckt birnförmigen Stift, dessen mittlere Wandverstärkungszone ringförmig entwickelt sein soll. Außer dem Achsenfaden will er ferner einen nach der Anheftungsstelle des Scolopidiums am Sinneshöcker ziehenden Endfaden beobachtet haben. Stützende Zellelemente sah er nicht. EGGERS bemerkt hierzu mit Recht, sie müßten übersehen worden sein.

Viel unvollständiger sind die Angaben WEFELSCHEIDS über die Histologie des Organs von *Plea minutissima*. Das Scoloparium, das WEFELSCHEID nicht gerade korrekt einfach als Nerv bezeichnet, zieht sich hier stets nahe dem Integument von der Dorsalseite nach dem Sinneshöcker des Tympanums herab und enthält angeblich nur ein Stiftchen, dessen mittlere Verdickungszone sich aber aus fünf bis sechs Rippen zusammensetzen soll, bei sonstiger großer Ähnlichkeit mit dem von *Corixa*. Er hat weder stützende Zellelemente noch Sinneszellen gesehen und sagt über letztere an einer Stelle seiner Arbeit: »Sie fehlen hier ebenso wie bei *Corixa*.« Das steht zu den Behauptungen HAGEMANNS in offenkundigem Widerspruch, worauf EGGERS hinweist. In Übereinstimmung mit *Corixa* soll es sich auch hier um ein amphinematisches Scoloparium handeln, d. h. ein Endfaden ist angeblich vorhanden. Wenn das richtig wäre, würden sich die Organe von *Corixa* und *Plea* in dieser Hinsicht von allen echten Tympanalorganen unterscheiden, die durchgehend mononematische Stifte enthalten.

Was nun die Nachprüfung der Angaben WEFELSCHEIDS bezüglich des Organes von *Plea minutissima* anbelangt, so ließ sich aus einer Serie von Querschnitten durch den Thorax des Tieres mit aller Sicherheit ersehen, daß auch bei *Plea* zwei Stifte in dem einheitlichen Strange des Scoloparіums vorhanden sind. Ferner waren die zwei Zellkerne der beiden Deckzellen so deutlich zu erkennen, daß ich nicht begreifen kann, wie sie übersehen werden konnten. Eine Tracheenerweiterung, wie sie bei den anderen Arten unter dem Tympanum liegt, fehlt hier tatsächlich. An dem vorliegenden Präparate war es mir nicht möglich, den Verlauf des Scoloparіums weiter basalwärts zu verfolgen. Doch genügen wohl die oben genannten Tatsachen, um die Übereinstimmung der histologischen Verhältnisse mit denen bei den übrigen untersuchten Arten sicherzustellen, um so mehr es sich bei *Plea* um eine mit *Notonecta* nahe verwandte Form handelt.

Als Objekt für seine Untersuchungen diente HAGEMANN in erster Linie *Macrocorixa geoffroyi*. Diese Art konnte ich mir nicht beschaffen, sondern mußte die Nachprüfung seiner Angaben an *Callicorixa praeusta* FIEB. vornehmen. Artunterschiede dürften aber in der feineren Histologie des Organes überhaupt keine Rolle spielen, wenn man bedenkt, wie einheitlich sich diese bei den bereits behandelten äußerlich doch recht verschiedenen Formen darstellt. Was HAGEMANN über die integumentalen Bildungen des Organes sagt, kann ich nur bestätigen. Anders

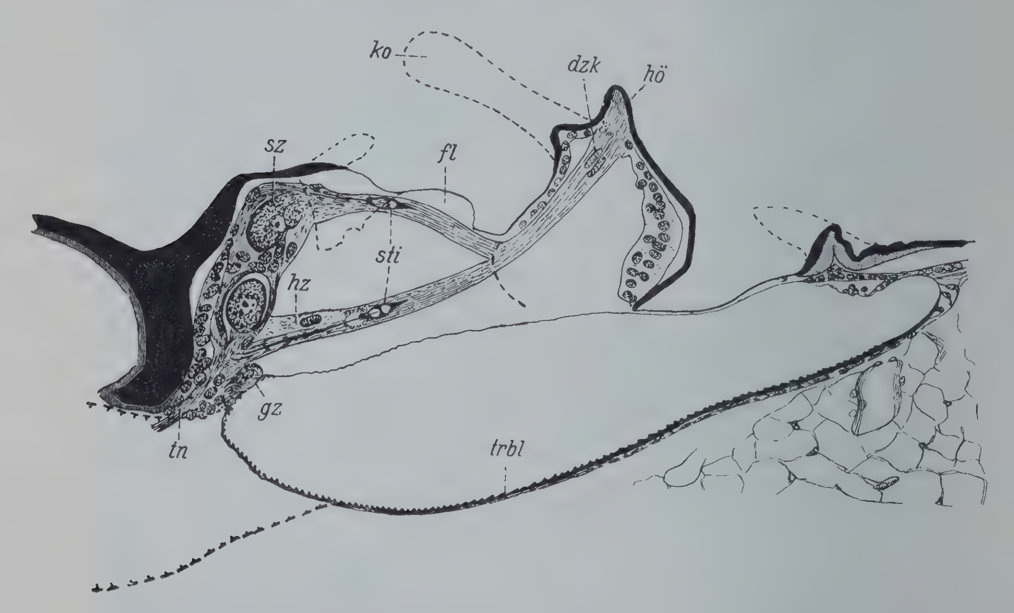


Abb. 18. *Callicorixa praeusta*. Schnittbild des Tympanalorganes aus einem annähernd frontalen Schnitt durch das Tier, den gesamten nervösen Apparat zeigend. *fl* flaschenförmiger Körper, *gz* Ganglienzelle, *hö* Höcker, *ko* Kolben, *tn* Tympanalnerv.

aber steht es mit seiner Darlegung der histologischen Verhältnisse. Richtig ist seine Feststellung von zwei Stiften, die in zwei (wenigstens für ein Stück Weges) getrennt verlaufenden Scolopidien liegen. Alle anderen Angaben sind aber mit den tatsächlichen Verhältnissen nicht in Einklang zu bringen.

Der Bau des Nervenendapparates soll an Hand von Abb. 18 erörtert werden. Dieses Bild wurde aus einer Reihe von Frontalschnitten durch Kombination derart gewonnen, daß ich aus ihnen einen Schnitt rekonstruierte, der den ganzen nervösen Apparat des Organes enthält. Die Ebene eines solchen Schnittes dürfte von der Frontalebene des Tieres nur wenig abweichen. Zum Verständnis der Zeichnung sei noch

erwähnt, daß ich die Umrisse des kolbenartigen Fortsatzes sowie des Gebildes, das Hagemann als flaschenförmigen Körper bezeichnet, mit gestrichelten Linien angedeutet habe. An dem Höcker des großen Trommelfellkörpers (mit Benutzung der Nomenklatur Hagemanns für die integumentalen Bildungen) heftet sich das Scoloparium an. Nahe dieser Stelle liegen die beiden deutlich sichtbaren Deckzellkerne. Beim Verlassen des Trommelfellkörpers teilt sich das Scoloparium, das bis hierher einen einheitlichen Strang bildete, in zwei stark divergierende Äste, von denen der eine dicht unterhalb des Integuments, der andere nahe der äußeren Wandung der Tympanaltrachee nach hinten und etwas ventralwärts zieht. Ungefähr in der Mitte zwischen dieser Trennungsstelle und dem Eintritt in die die beiden Sinneszellen enthaltende Hülle liegt in jedem der beiden Stränge ein Stift eingebettet, der in Gestalt und Größe mit den bereits beschriebenen übereinstimmt. Wieder ist ein Austritt eines Achsenfadens in proximaler Richtung zu verzeichnen, während es mir nicht gelang, einen von der fein ausgezogenen Stiftspitze in distaler Richtung verlaufenden Endfaden festzustellen. An der Stiftbasis scheint eine Vacuole vorhanden zu sein. Nahe der Wurzel eines jeden Scolopidiums lagert sich an sie je eine Zelle seitlich an, die sich sowohl durch die Struktur ihres Plasmas als auch durch blassere Färbung von dem faserig differenzierten Strange, der den Achsenfaden enthält, unterscheidet. Diese Verhältnisse sind besonders gut an dem inneren Aste zu erkennen. Diese Zelle entspricht wohl einer Hüllzelle. Unmittelbar unter dem Integument der hinteren Begrenzung des Organes, quer zur Längsachse des Tieres liegen die beiden großen ovalen Zellen, die ich als die Sinneszellen auffasse, derart, daß sie ihre stumpfen Enden einander zukehren. An ihren einander abgekehrten Enden scheinen sie mit den faserigen Strängen je eines Scolopidiums, die sich an dieser Stelle fast rechtwinkelig umbiegen, in Verbindung zu treten. Die Sinneszellen sind in eine aus zahlreichen Zellen gebildete bindegewebige Hülle eingebettet. Dort, wo die Sinneszellhülle an die Tympanaltrachee stößt, neben dem Austritt des Tympanalnerven, fand ich eine kleine unipolare Ganglienzelle. Mehr solcher Zellen konnte ich jedoch nicht feststellen. Den ganzen Komplex der Sinneszellen mit ihrer Umhüllung hat offenbar Hagemann als Ganglion gedeutet. Die großen unipolaren Ganglienzellen, von denen er spricht, sind nichts anderes als die beiden Sinneszellen, während er einen Kern der Sinneszellhülle für den eigentlichen Sinneszellkern gehalten haben muß. Soviel läßt sich aus seiner Zeichnung des angeblichen Ganglions entnehmen.

Überblick.

Ich gebe nun einen Überblick über die Verhältnisse bei sämtlichen untersuchten Arten. Sowohl bei *Notonecta* als auch bei *Naucoris, Nepa, Plea* und *Corixa* findet sich ein Paar mesothoracaler Tympanalorgane stets in derselben Lage knapp vor dem zweiten Stigma nahe der Wurzel des Deckflügels. Dazu kommt aber bei *Naucoris* und *Nepa* (höchstwahrscheinlich auch bei *Ranatra*) noch ein Paar mesothoracaler Organe in ähnlicher Lage und von analogem Bau vor. Wenn man von den komplizierten integumentalen Bildungen des Organes bei *Corixa* absieht, besteht das Tympanum stets aus elliptischen bis kreisförmigen, sehr zarten Häutchen, die eine charakteristische Fältelung zeigen und nach der Mitte meist trichterartig eingekrümmt sind. Ihr Centrum weist immer Verdickungen auf, welche den Ansatz des Scoloparíums äußerlich markieren und die man als Trommelfellkörper auffassen kann. Am Hinterrande fehlen nie rahmenartige Bildungen. Mit Ausnahme von *Plea* und des metathoracalen Organes von *Nepa* ist stets eine blasige Tracheenerweiterung (Tympanaltrachee) vorhanden. Ihre dem Tympanum zugekehrte Wandung ist meist sehr zart, bleibt aber immer, mit Ausnahme von *Corixa*, von diesem durch einen Zwischenraum getrennt. Vom centralen Trommelfellkörper zieht das Scoloparium nahe dem Integument nach dem dorsalen Hinterrande des Tympanums, beim metathoracalen Organe von *Naucoris* nach einer Trachee des Körperinnern. Bei sämtlichen Arten, mit Ausnahme von *Corixa*, stellt es einen einheitlichen Strang dar, ist aber durchgehends discolop. Es enthält zwei Deck- und zwei Hüllzellen sowie zwei Stifte. Diese sind bei allen Arten ungefähr von derselben Größenordnung und von spindelförmiger Gestalt. Von ihren Wandverstärkungszonen besteht die basale sicher aus einzelnen Rippen, während die Beobachtungen an *Nepa* dafür sprechen, daß die mittlere ringförmig entwickelt ist. Bei *Notonecta* scheint sie aber auch aus einzelnen Rippen zu bestehen. In sämtlichen mir vorliegenden Präparaten sah ich einen Achsenfaden in proximaler Richtung den Stift verlassen, dagegen konnte ich niemals einen Endfaden feststellen. An der Basis der Stifte waren fast immer Vacuolen zu erkennen. Entsprechend den zwei Stiften sind stets zwei große Sinneszellen vorhanden. Es war mir jedoch nicht möglich, über die Verbindung dieser Sinneszellen mit den Stifen, d. h. ob die Stiftwand direkt in die Sinneszelle übergeht oder der Stift intracellulär in einem von ihr ausgehenden Fortsatze liegt, zu einer klaren Entscheidung zu kommen. Die beiden Sinneszellen sind stets von einer

Hülle umschlossen, die von einer großen Anzahl von Zellen gebildet wird und die meist an der Hypodermis des Integumentes, zum Teil auch an der Matrixschicht von Tracheenästen befestigt ist. Das Scoloparium von *Corixa* läßt im basalen Abschnitte zwei getrennt verlaufende Zweige erkennen. Sein Bau ist aber sonst im Prinzip dem aller übrigen Arten gleich.

Als Ergebnis der Arbeit darf also bezeichnet werden, daß es mir gelang, sämtliche Elemente der Scolopparien echter Tympanalorgane an denen der Wasserwanzen nachzuweisen. Zieht man ferner die integumentalen Bildungen sowie das Auftreten einer Tracheenerweiterung in Betracht, so erscheinen somit die Bedenken wenigstens in morphologisch-histologischer Hinsicht zerstreut, die bisher dagegen bestanden, diese stiftführenden Sinnesorgane als echte Tympanalorgane zu deuten.

Endlich sei noch auf die Bedeutung des Baues der Tympanalorgane für die Systematik der *Hydrocores* hingewiesen. Eggers spricht auf Grund der Angaben Hagemanns und Wefelscheids die Überzeugung aus, es handle sich bei den *Hydrocores* im Hinblick auf den gleichförmigen Bau ihrer Tympanalorgane um eine einheitliche Gruppe und findet die Abgliederung der *Sandaliorrhyncha* (*Corixa*, *Sigara*) als eigene Unterordnung nicht gerechtfertigt. Diese Ansicht findet durch die ungemein einheitlichen histologischen Verhältnisse der von mir untersuchten Sinnesorgane eine Stütze. Innerhalb der *Hydrocores* lassen sich zwei Gruppen unterscheiden, wenn man die Anzahl der vorhandenen Tympanalorgane berücksichtigt. Die unter der Familie der *Notonectidae* zusammengefaßte Gruppe (zusammen mit *Corixa*) besitzt nur ein Paar von mesothoracalen Tympanalorganen, während die Angehörigen der Familie der *Nepidae* (mit Einschluß von *Naucoris*) durch zwei Paare, nämlich außer dem mesothoracalen auch noch durch ein metathoracales, ausgezeichnet sind.

Zusammenfassung.

Notonecta, *Plea* und *Corixa* besitzen ein Paar von Tympanalorganen, *Naucoris* und *Nepa* aber zwei, nämlich außer dem mesothoracalen noch ein metathoracales. Beide Arten von Tympanalorganen setzen sich aus folgenden Teilen zusammen: 1. Aus einer zarten charakteristisch gefalteten Tympanalmembran mit centralen Membranverdickungen. 2. Meistens aus einer unter diesem Tympanum gelegenen Tracheenerweiterung (Tympanaltrachee). 3. Aus einem ausnahmslos discolopen mononematischen Scoloparium, das alle Elemente der Scoloparien echter Tympanalorgane enthält.

Am Ende meiner Arbeit möchte ich allen jenen danken, die mich hierbei mit Rat und Tat unterstützten, so meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. O. STORCH, dem Vorstande des zoologischen Institutes, unter dessen Leitung die Arbeit entstand, sowie Herrn Privatdozenten Dr. J. MEIXNER für technische Ratschläge und Beschaffung von Untersuchungsmaterial.

Benutzte Literatur.

Eggers, Fr.: Die stiftführenden Sinnesorgane (Morphologie und Physiologie der chordotonalen und tympanalen Sinnesapparate der Insekten), Berlin 1928. — **Hagemann, J.:** Beiträge zur Kenntnis von Corixa. II. Teil. Über ein neues stiftführendes Sinnesorgan. Zool. Jb. Abt. Anat. **30** (1910). — **Weber, H.:** Biologie der Rhynchoten, Berlin (1930). — **Wefelscheid H.:** Über die Biologie und Anatomie von Plea minutissima Leach. (4. Teil. Sinnesorgane, a) das stiftführende Organ). Zool. Jb. Syst. **32** (1912).

Printed in Germany.

Arbeiten aus dem Zoologischen Institut zu Graz Band XIV, Nr. 10.

Analyse der Fangapparate niederer Krebse auf Grund von Mikro-Zeitlupenaufnahmen.

II. Mitteilung.

Morphologie u. Physiologie d. Fangaparates eines Ostrakoden (Notodromas monacha). I.

Von

Otto Storch

(Graz).

Sonderabdruck aus

Biologia Generalis, Band IX, Lieferung 2

EMIL HAIM & Co.

Wien und Leipzig

1933

BIOLOGIA GENERALIS

Internationales

Archiv für die allgemeinen Fragen der Lebensforschung

erscheint in zwanglosen Lieferungen. Der Preis des Bandes beträgt M 84·—.

Das Archiv steht für alle Originalarbeiten aus dem Gebiete der *allgemeinen* Biologie in ihrer Dreiteilung als *allgemeiner* Gestaltungslehre (Morphologie), *allgemeiner* Leistungslehre (Physiologie) und *allgemeiner* Beziehungslehre (Oekologie) sowie deren *allgemeinpraktischer* Auswirkung (angewandte Biologie) mit Ausnahme rein metaphysischer Abhandlungen offen.

Beiträge sollen in der Regel nicht mehr als zwei Druckbogen umfassen und können in *deutscher, englischer, französischer* und *italienischer* prache abgefaßt sein. Manuskripte sind *ausnahmslos* an den Verlag

Emil Haim & Co.

Wien, I., Maria-Theresien-Straße 10

zu senden.

Das Autorenhonorar beträgt 30 Mark für den 16seitigen Druckbogen, doch werden höchstens $1^1/_2$ Druckbogen honoriert. Außerdem erhält jeder Autor kostenlos bis zu 50 Sonderabdrucke seiner Arbeit. Weitere Sonderabdrucke werden berechnet. Es empfiehlt sich, in diesem Fall vom Verlag einen Kostenvoranschlag zu verlangen.

Band IX. **Inhalt:** *Lieferung 2.*

(Aus der Biologischen Station Lunz am See, N.-Ö., und dem Zoologischen Institute der Universität Graz.)

Analyse der Fangapparate niederer Krebse auf Grund von Mikro-Zeitlupenaufnahmen.

II. Mitteilung.

Morphologie und Physiologie des Fangapparates eines Ostrakoden *(Notodromas monacha)* I.[1])

Von

Otto Storch.

Mit 35 Textabbildungen.

(Eingelangt am 12. Februar 1932.)

Inhalt:

I. Einleitung.

In Fortsetzung einer Anzahl von Untersuchungen, die rhythmisch tätige und automatisch wirkende Nahrungserwerbseinrichtungen, sogenannte Fangapparate, der niederen Krebse betreffen, lege ich hiermit eine ausführliche Beschreibung eines solchen Fang-

[1]) Mit Unterstützung der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft.

apparates eines Ostrakoden, von *Notodromas monacha* O. F. MÜLLER, vor. Die Ostrakoden sind in Hinsicht auf ihre Ernährungseinrichtungen noch kaum untersucht und es steht hier ein weites Feld der Arbeit offen. Als einzige Untersuchung, die sich eingehend mit einem Vertreter dieser Tiergruppe in dieser Beziehung befaßt hat, ist die Abhandlung von CANNON (1926) über *Pionocypris (Cypridopsis) vidua* O. F. MÜLLER zu nennen, auf die an entsprechender Stelle zurückgekommen werden wird. Unsere heutigen sonstigen Kenntnisse in dieser Richtung beschränken sich bei den Ostrakoden auf die bloße beschreibende Kennzeichnung der Mundgliedmaßen, wie sie in systematischen Werken üblich ist, wobei natürlich das Hauptgewicht auf die für die systematische Unterscheidung wichtigen Merkmale und nicht, was für unsere Zwecke notwendiger wäre, auf die funktionell wichtigen Strukturen gelegt erscheint. Überdies sind diese Beschreibungen fast durchwegs auf Grundlage von Zupfpräparaten ausgeführt worden, wodurch einerseits gewisse Vereinfachungen und Verzerrungen in Hinblick auf ihre räumliche Entwicklung bei der Beschreibung unweigerlich unterlaufen und anderseits doch immer nur jede Extremität als Einheit für sich, ohne ihre topographischen Beziehungen zu den anderen Extremitäten und zu anderen Oberflächendifferenzierungen der Tiere erkannt werden können.

Was im Hinblick auf die in Betracht kommenden Extremitäten unseres Objektes bisher bekannt war, möge durch Vorlage einer der neuesten zeichnerischen Darstellungen derselben aufgezeigt werden (Fig. 1, nach G. O. SARS, 1928). Auf eine genauere Beschreibung an dieser Stelle will ich nicht eingehen, die Wiedergabe der Abbildung soll nur den Zweck verfolgen, zu veranschaulichen, wie wenig ausdrucksreich und wie schematisch solche Grundrißzeichnungen sind gegenüber dem, was in Wirklichkeit solche Extremitäten als Raumgebilde, als funktionelle Strukturen, als Einzelteile eines komplizierten Mechanismus darstellen.

Die Untersuchung solcher Fangapparate ist nicht allein mit dem Ziele unternommen, eingehende Kenntnis eines solchen komplizierten, minutiösen Nahrungserwerbsmechanismus zu erhalten und damit die Kenntnis der Biologie eines Einzeltieres zu fördern, so interessant und lohnenswert auch diese Aufgabe an sich ist, sondern darüber hinaus noch zur Erstrebung eines umfassenderen Zieles: und dieses ist die Formenmannigfaltigkeit der Krustazeen-Extremitäten, ihre

phylogenetische Grundlage und ihre phylogenetische Entstehung unter neuen Gesichtspunkten einer Klärung zuzuführen zu versuchen. Ich habe dieses Ziel in allen den Fangapparaten gewidmeten Spezialuntersuchungen nirgends aus dem Auge gelassen und werde, da die Ergebnisse des Studiums des Fangapparates von *Notodromas*

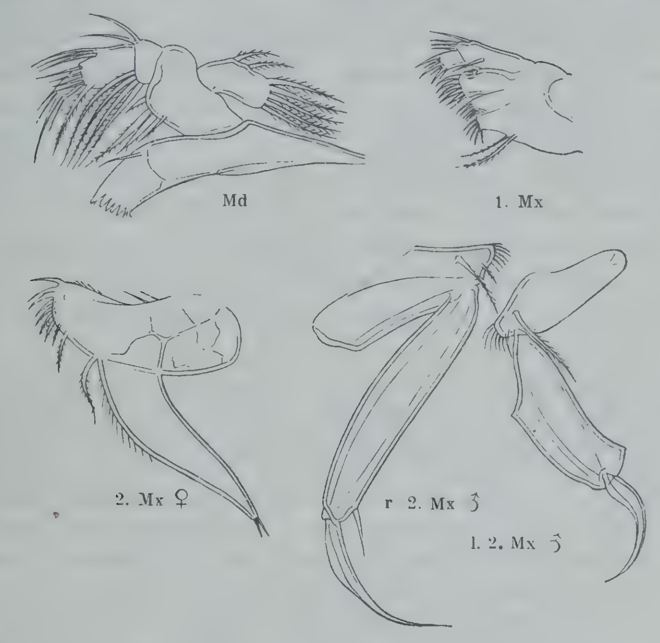


Fig. 1. Die Mundgliedmaßen von *Notodromas monacha*. *Md* Mandibel, *1. Mx*, *2. Mx* 1. und 2 Maxille, (*l* linke, *r* rechte). Nach G. O. Sars 1928.

meiner Ansicht nach einen weiteren wichtigen Beleg für die Richtigkeit meiner Anschauungen mir zu liefern scheinen, im Schlußabschnitte in großen Umrissen den jetzigen Stand derselben nach den bisher vorliegenden Untersuchungen zur Darstellung bringen. Soweit bisher an meinen Anschauungen Kritik geübt wurde (insbesondere von CANNON), habe ich (STORCH, 1929a) darauf erwidert. Da in der Zwischenzeit keine weitere Stellungnahme erschienen ist, bin ich eines polemischen Teiles enthoben.

II. Übersicht über den Aufbau des Fangapparates.

Auf daß in der Darstellung des Fangapparates von *Notodromas* die Übersicht gewahrt bleibe und bei den vielen Details, die zu erwähnen sein werden, der Zusammenhang nicht verlorengehe und

stets das Ganze sich vor Augen stellen möge, sei zuerst ein allgemein orientierender Überblick über die zu beschreibende Apparatur gegeben. Es wird dabei am besten von dem Bilde ausgegangen, das sich einem darbietet, wenn das lebende Tier zufällig beim Auffallen des Deckglases in Rückenlage fixiert wird und dabei durch den Deckglasdruck die Schalenklappen zu starkem Klaffen gebracht werden. Freilich sind dann die den Fangapparat zusammensetzenden Teile unnatürlich weit auseinandergespreizt; aber das bringt den Vorteil mit sich, daß damit der komplizierte, sich hoch aufbauende Fangapparat auseinandergezogen und so wesentlich übersichtlicher wird. Man muß nur, wenn man von diesem Bilde ausgeht, später bei der topographischen und funktionellen Synthese nicht vergessen, die entsprechende Korrektur für diese Verzerrung anzubringen. Das ist um so leichter, als in den Schnitten, deren ausgiebiges Studium später vonnöten sein wird, gerade in dieser Beziehung normale Verhältnisse herrschen.

Ein solches Präparat des Tieres in Rückenlage bei leichter Klemmung, so daß die Schalenklappen zum Klaffen kommen, ist mit einiger Geduld leicht herzustellen. Man sammelt ungefähr 10 Stück *Notodromas* in einem nicht zu kleinen Wassertropfen auf einem Objektträger und läßt ein am Rande des Wassertropfens schräg aufgesetztes oder auch über den Tropfen gehaltenes Deckglas dann plötzlich fallen, wenn eine größere Anzahl der Tiere in Schwimmbewegung begriffen sind. Da das Schwimmen zumeist in der Weise erfolgt, daß ihre Bauchseite nach oben gerichtet ist — gewöhnlich schwimmt ja *Notodromas*, indem das Tier mit seinen an der Ventralseite abgeflachten Schalenrändern ähnlich wie das Cladocer *Scapholeberis* an der Unterseite des Wasseroberflächenhäutchens hängt und dort dahin skiert, welche Eigenschaft ihm seinen Gattungsnamen eingetragen hat — so geschieht es leicht, daß ein oder das andere Tier in der gewünschten Lage festgeklemmt wird. Ist das beim erstenmal nicht gelungen, so hebt man, indem man durch eine auf den Objektträger in der Nähe einer Deckglaskante aufgesetzte Nadel das Deckglas am Fortgleiten verhindert, durch eine zweite Nadel das Deckglas an der gegenüberliegenden Kante wieder hoch und wartet zu, bis wieder mehrere Tiere zu schwimmen beginnen. Daß man diese Prozedur mit mehreren Tieren in einem Wassertropfen vollführt, hat nicht nur den Zweck, die Wahrscheinlichkeit, daß eines in der gewünschten Lage festgeklemmt wird, zu erhöhen, sondern es wird so gleichzeitig verhindert, daß durch das fallende Deckglas die Tiere zerquetscht werden, da der Aufprall des fallenden Deckglases von der größeren Zahl der Tiere getragen wird.

Mit dieser einfachen Methodik ist ohne Schwierigkeit eine beliebige Anzahl solcher richtig geklemmter Tiere zu erhalten. Der Erfolg ist, wenn auch oft mehrere Versuche notwendig sind, so sicher, daß ich seit einigen Jahren regelmäßig im hydrobiologischen Kurse, der alljährlich im Sommer an der

Biologischen Station in Lunz am See stattfindet, *Notodromas monacha* im Praktikum durchnehme. Ich bin übrigens der Meinung, daß *Notodromas* durchaus geeignet ist, auch in das Programm der mikroskopischen Praktika der zoologischen Institute aufgenommen zu werden. Denn die Beschaffung lebenden Materials kann kaum auf Schwierigkeiten stoßen: *Notodromas* ist, wie es in BRAUERS Süßwasserfauna Deutschlands heißt, „überall verbreitet und sehr häufig" und die Verbreitungsangabe bei SARS lautet: In ganz Europa, Zentralasien und Nordamerika. Die Form ist überdies an ihrer dunklen Pigmentierung und an dem gerade gestreckten Verlaufe der Ventralkonturen der Schale sehr leicht zu erkennen und leicht in großer Anzahl einzufangen. Man muß sich nur vor Augen halten, daß dieses Ostrakod sich vorzugsweise an der Wasseroberfläche aufhält. Durch möglichst oberflächliches Abkäschern von Tümpeln und Teichen, wobei am besten ein Teil des Käschers über Wasser bleibt, wird man leicht sein Vorkommen feststellen und das Tier dann auch leicht in genügender Menge erhalten können.

Ein Einblick in die Organisationsverhältnisse am lebenden Tiere, der doch immer der lehrreichste und auch genußreichste ist, konnte bisher bei den leicht zugänglichen Ostrakoden kaum gewonnen werden. Ein solcher wird verhindert durch die stets ziemlich geschlossen bleibende Schale, die überdies auch durchwegs reichlich undurchsichtig ist. Damit hängt es wohl auch zusammen, daß eine halbwegs eingehendere Kenntnis dieser Tiergruppe in Zoologenkreisen außerordentlich spärlich anzutreffen ist. Zu einem tieferen, geschlossenen, lebenserfüllten Verständnis eines Vertreters dieser Tiere ist man bisher kaum vorgedrungen. So sind die Ostrakoden bis heute eine von der zoologischen Wissenschaft vernachlässigte, ziemlich abseits vom allgemeinen Interesse verbliebene Gruppe geblieben.

Diesen einer intimeren Fühlungnahme mit diesen Tieren abträglichen Umständen bringt ein solches Präparat eines in Rückenlage festgeklemmten *Notodromas* Abhilfe. Der dunkel pigmentierten, undurchsichtigen und geschlossen gehaltenen Schale zu trotz wird durch diesen einfachen Kunstgriff, der die Schale leicht zum Öffnen bringt, ohne das Tier in seinen normalen Lebensfunktionen besonders zu stören, ein Einblick in die Bauverhältnisse und das Lebensgetriebe ermöglicht, der durch die Schönheit und die Lebendigkeit und durch die trotz aller Kompliziertheit bei einiger Vertiefung sich bald einstellende Übersichtlichkeit des sich darbietenden Bildes Begeisterung erwecken kann. Man tut beim Studium eines solchen Präparates gut, eine starke Beleuchtung zu verwenden, da von dem in Dorsoventralrichtung hoch gebauten Tiere bei Durchleuchtung doch viel Licht absorbiert wird. Aber es ist eine genügende Durchleuchtung leicht zu erreichen.

Der erste Eindruck ist vielleicht ein verwirrender. Das liegt nicht bloß an der Zahl und großen Verschiedengestaltigkeit der Beine mit ihrem Gewirre von Borsten, die man zu sehen bekommt, sondern insbesondere daran, daß in dem Bilde ununterbrochene Bewegung herrscht, die vielfach so rasch ist, daß man die Form der bewegten Organe schwer zu erkennen vermag. Diese Bewegung der Gliedmaßen ist anhaltend, soferne man nur dafür sorgt, daß das verdunstende Wasser ersetzt wird, und sie ist von gleichmäßig bleibender Schnelligkeit, so daß es unmöglich ist, an einem solchen intaktgebliebenen Präparate die Bewegungsform und die Zusammenarbeit der bewegten Gliedmaßen erkennen zu können. Diesem Umstande ist die Schuld zuzuschreiben, daß ich, obwohl die wesentlichen Untersuchungen über den Bau und die Topographie des Fangapparates von *Notodromas* von mir schon im Sommer 1925 an der Biologischen Station in Lunz durchgeführt worden sind, worüber ich in einer vorläufigen Mitteilung (Storch, 1926 b) berichtet habe, mit der ausführlichen Publikation zurückgehalten habe. Die zur vollständigen Aufklärung dieses Fangapparates notwendigen ergänzenden Feststellungen über den Betriebsmechanismus konnten exakt erst gemacht werden, nachdem eine Mikrozeitlupenaufnahme davon gelungen war. Das konnte in der Zwischenzeit erreicht werden, nachdem zuvor erst eine Apparatur für Mikrozeitlupenaufnahmen von mir zusammengestellt worden war (Storch, 1929 b). Ich hoffe, daß diese dadurch bedingte lange Verzögerung der Arbeit zugutegekommen ist. Die Ergebnisse, die sich aus den Mikrozeitlupenaufnahmen herauslesen lassen, werden am Schlusse dieser Abhandlung mitgeteilt werden, nachdem vorher die Organisationsverhältnisse des Fangapparates von *Notodromas* einer eingehenden Besprechung unterzogen worden sind.

Der Vorteil und die Befriedigung, die solche Präparate von *Notodromas* gewähren, liegen nicht allein darin, daß man an ihnen einen hinreichenden Einblick in die Organisationsverhältnisse bekommt, sondern vielmehr noch darin, daß man nirgends, an keinem bisher daraufhin untersuchten niederen Krebse, die Beobachtung der Tätigkeit des Fangapparates unter so günstigen und bequemen Verhältnissen und dabei in einer so klaren und übersichtlichen Ansicht und durch so lange Zeit durchführen kann. Der stetige, geregelte und präzise Gang dieses minutiösen Mechanismus zeigt sofort, daß man es hier mit einer, einer Maschine vergleichbaren Einrichtung

zu tun hat, die einem die Erinnerung an die automatische Rhythmik eines Herzschlages vors Auge stellt, die aber durch die Kompliziertheit der stetig bewegten, zusammengesetzten Apparatur sofort darauf hinweist, daß hier nicht wie bei einem Herzen eine technisch einfache Einrichtung vorliegt, die bloß einer einfachen physikalischen Aufgabe gerecht zu werden hat, wie es die Flüssigkeitsbewegung in einem Blutkreislauf ist, sondern daß deren Aufgaben vielseitig, zusammengesetzt, aus mehreren verschiedenen physikalischen Teilaufgaben bestehend, und zu einem wunderbaren einheitlichen Ganzen integriert sind.

Freilich, um zu einem ersten Verständnis dieses Mikromechanismus vorzudringen, ist das bewegte Bild, das ein in Rückenlage geklemmtes Tier bietet, nicht recht geeignet. Man muß zuwarten, bis durch Sauerstoffmangel und stärkere Quetschung Stillstand der Apparatur eintritt und die topographischen Verhältnisse sich überblicken lassen. Man kann da überdies noch dadurch nachhelfen, daß man unter das Deckglas eines solchen Präparates vorsichtig Kalilauge zufließen läßt und dabei darauf Bedacht nimmt, daß das Deckglas sich nicht verschiebt und so die einzelnen Teile nicht verlagert und in Verwirrung gebracht werden, sondern sich in ihren natürlichen Lageverhältnissen erhalten. Was auf diese Weise sich eruieren läßt, ist in Fig. 2 in etwas schematischer Form wiedergegeben. Ich bringe vor allem eine Beschreibung dieses Bildes.

Männchen und Weibchen von *Notodromas monacha* sind sehr leicht voneinander äußerlich zu unterscheiden. Die Schale ist in Seitenansicht ungefähr fünfeckig, das Weibchen leicht daran zu erkennen, daß die hintere ventrale Ecke des linken Schalenrandes einen sogenannten „Zahn“ trägt, einen löffelförmigen unpigmentierten, längsgerieften Fortsatz, der wohl dazu dient, daß den Männchen beim Erhaschen der Weibchen zum Zwecke der Kopula ein bequemer Zugriff geboten wird. Es sind wohl auch Unterschiede im Umriß der Schale und sehr prägnante und auffällige im Bau gewisser Extremitäten der beiden Geschlechter gegeben, aber diese Sexualunterschiede betreffen nirgends Verhältnisse, die mit dem Aufbau des Fangapparates zu tun haben (vgl. Fig. 1). Auf sie braucht deshalb hier nicht eingegangen zu werden.

In Fig. 2 ist ein Weibchen dargestellt, der „Zahn“ an der bezeichneten Schalenstelle ist wiedergegeben *(Z)*. Die Schalenklappen sind durch den Deckglasdruck weit geöffnet, so daß der ganze

Körper des Tieres freiliegt und alle an der Bauchseite vorhandenen Differenzierungen gut zu übersehen sind. Über die Schale selbst ist noch folgendes zu sagen: An beiden ventralen Schalenrändern ist die abgeflachte Schiene *(Sch)* zu sehen. Bei normaler Schalenhaltung legen sich die beidseitigen Schienen so zusammen, daß ihre Flächen in einer Ebene liegen und sie so eine einheitliche Fläche bilden, die

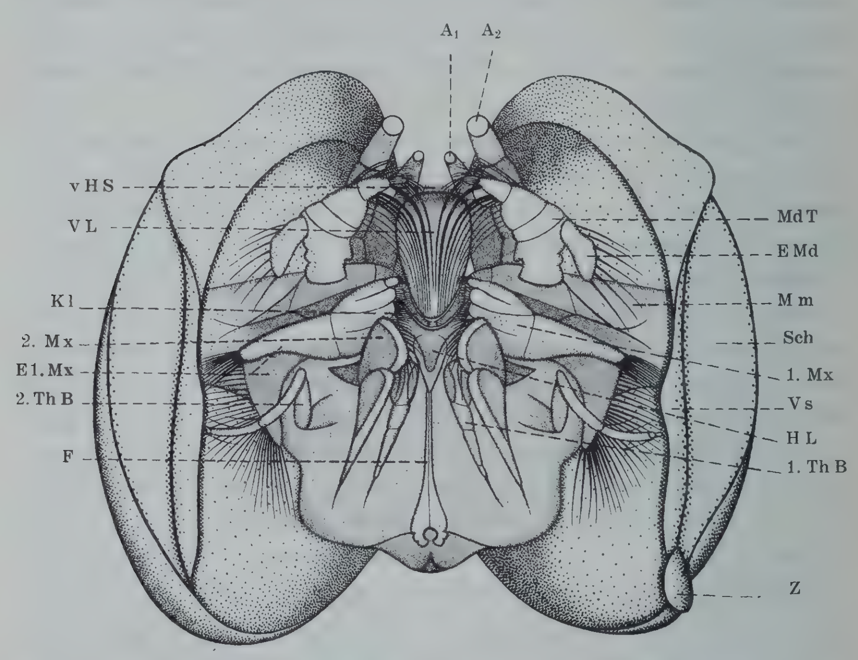


Fig. 2. Ventrale Totalansicht von *Notodromas monacha* nach einem Klemmpräparate. A_1 1. Antenne, A_2 2. Antenne, *EMd* Exopodit der Mandibel, *E 1. Mx* Exopodit der 1. Maxille, *F* Furca, *HL* Hinterlippe, *Kl* Kaulade der Mandibel, *MdT* Mandibeltaster, *Mm* Mandibel- und Schalenschließmuskeln, *1. Mx* 1. Maxille, *2. Mx* 2. Maxille, *Sch* Gleitschiene, *1. ThB* 1. Thorakalbein, *2. ThB* 2. Thorakalbein, *vHS* vorderer Haarsaum der Vorderlippe, *VL* Vorderlippe, *Vs* Verschlußsaum, *Z* Zahn.

Gleit- oder Skifläche, mit der das Tier sich beim Schwimmen in Rückenlage an die Unterseite des Wasseroberflächenhäutchens anlegt. Bei der hier künstlich weit geöffneten Schale liegen diese Schienengleitflächen natürlich stark nach der Seite abfallend. Den Schienen medial vorgelagert finden sich jederseits schmale mediale Säume, die, kantig gegen die Schienen abgesetzt, bei gewöhnlicher Schalenhaltung sich übergreifen und so in ihrem ganzen Verlaufe einen ventralen Verschluß des Schalenraumes bilden. Ich will sie deshalb als Verschlußsäume *(Vs)* bezeichnen. Dabei ist zu beachten,

daß die Schienen derartig ausgebildet sind, daß sie bei der in dieser Lage des Tieres gegebenen Schalenprojektion vorne erst ungefähr im ersten Viertel beginnen, während sie sich sehr weit nach hinten erstrecken. Noch weniger weit nach vorne ziehen die Verschlußsäume, während sie hinten zusammen mit den Schienen enden. Dadurch wird bewirkt, daß der durch die Säume erzielte Schalenverschluß nur auf die hinteren zwei Drittel der Ventralseite sich beschränkt. Vorne von den Säumen treten die Schalenränder beiderseits dadurch zurück, daß sie hier durch schräge, von außen nach innen konvergierende Flächen abgestutzt erscheinen. So wird gewährleistet, daß hier auch bei geschlossener Schale ein schmaler Spalt offenbleibt, aus dem die 1. und 2. Antennen, welche die Lokomotionsorgane darstellen, herausgestreckt werden können und der gleichzeitig, wie wir später noch hören werden, den Einströmungsspalt für das Speisewasser des Fangapparates darstellt. Ähnliches finden wir hinten dadurch gegeben, daß hier die Verschlußsäume fehlen und die Schalenränder etwas zurücktreten. Es ist also auch stets ein hinterer Schalenspalt vorhanden, durch den die Furca vorgestreckt werden kann und der als Ausströmungsspalt für das verbrauchte Speisewasser des Fangapparates dient. Die Schalenklappen können vom Tiere etwas geöffnet werden, aber wohl niemals so weit, daß die zahnartigen Vorsprünge, die sich rechts und links an den Verschlußsäumen vorfinden (Fig. 2), weit auseinandergezogen werden; gewöhnlich übergreifen sich wenigstens diese etwas.

In dieser Schale liegt der auf der Rückenseite mit ihr verwachsene Körper des Tieres. An ventralen Differenzierungen ist folgendes zu erkennen: Vorne liegt eine mächtige Oberlippe (oder besser Vorderlippe), von ovalem Umriß, mit breit abgerundetem Vorderrande, nach hinten konvergierenden Seitenrändern und spitz zulaufendem, doch ebenfalls abgerundetem Hinterrand. Diese Vorderlippe erhebt sich hoch über das Niveau des Rumpfes. Ihr schließt sich, durch einen schmalen Zwischenraum davon getrennt, die Unterlippe oder besser Hinterlippe (Hypostom) an, die sich ebenfalls über das Bauchniveau stark erhebt und in der gegebenen Ansicht einen ungefähr dreieckigen Umriß zeigt. Der Vorderrand der Hinterlippe ist nach vorne konkav, so daß der hintere Abschnitt der Vorderlippe durch die Hinterlippe umfaßt wird, die beiderseits in zwei schräg nach vorneseitlich verlaufende Schenkel sich fortsetzt. In den ungefähr halbkreisförmig ausgebildeten Zwischenraum zwischen Vorder- und

Hinterlippe legen sich von jeder Seite her die Mandibelkauladen *(Kl)* herein, die in entsprechender Weise gekrümmt sind. Nach hinten zu geht die Hinterlippe in einen sich verschmälernden, hinten abgerundeten Zipfel über. Während im vorderen Abschnitt vom Tierkörper selbst außer diesen beiden Differenzierungen nicht viel zu sehen ist, da er sonst von Extremitäten überlagert erscheint, liegt die Ventralfläche des hinteren Körperabschnittes ziemlich frei da und zeigt einen ungefähr rechteckigen Umriß.

Über die Extremitäten ist folgendes zu bemerken: Die vordersten, 1. und 2. Antennen, sind tief (stark dorsal) und verhältnismäßig weit hinten inseriert, so daß ihre basalen Abschnitte parallel zur Vorderlippe lagern. Die 1. Antenne liegt am tiefsten (stark dorsal), über ihr (ventral davon) liegen die Basalteile der 2. Antenne. Beide Antennen nehmen ihren Verlauf nach vorne. In der Abbildung sind nur ihre proximalen Teile eingezeichnet. Ihre distalen Teile ragen zumeist durch den vorderen Schalenspalt frei hervor, insbesondere wenn die Tiere schwimmen, und führen dann die Ruderbewegungen durch. Und zwar wird der Distalteil der 1. Antennen dorsalwärts abgeknickt getragen und schlägt, indem er dorsal nach hinten wirksame Ruderschläge ausführt, während der Distalteil der 2. Antennen ventralwärts abgeknickt getragen wird und die wirksamen Ruderschläge in der Richtung ventral-hinten ausführt. Die Distalteile können aber auch in die Schale eingezogen werden und haben dann eine gesetzmäßige Lagerung. Die 1. Antenne liegt derart abgebogen, daß ihr Distalteil dorsal von ihrem Basalteil zurückgeschlagen ist und so in der in Fig. 2 wiedergegebenen Ansicht unter die Vorderlippe zu liegen kommt. Der Distalteil der eingezogenen 2. Antenne dagegen liegt ventral zurückgeschlagen, so daß er bei der vorliegenden Ansicht über der Vorderlippe und überdies auch über den über die Vorderlippe hinübergreifenden Mandibelborsten lagert. Eine solche Lagerung der 2. Antennen ist für die Beobachtung der Fangapparattätigkeit nicht sehr günstig, da wichtige Teile desselben dadurch unklar zu sehen sind. Man muß versuchen, Präparate zu erhalten, in denen die 2. Antennen vorgestreckt eingeklemmt sind. Da die beiden Antennenpaare mit der Fangapparattätigkeit nichts zu tun haben, soll hier auf eine Beschreibung ihres Baues nicht näher eingegangen werden. Sie sei verschoben auf eine nächste Mitteilung, in der die Schwimmbewegung von *Notodromas* auf Grund von Mikrozeitlupenaufnahmen analysiert werden soll.

Mächtige Gebilde stellen die M a n d i b e l n dar, die jederseits lateral von der Vorderlippe liegen. Sie entspringen in der Höhe des ersten hinteren Drittels der Vorderlippe ziemlich weit seitlich am Rumpfe und werden von mächtigen Muskelmassen versorgt, die einen queren Verlauf besitzen. Ihr Ursprung befindet sich jederseits seitlich in der Mitte der Wölbung der Schalenklappen. Ungefähr an der gleichen Stelle, etwas weiter hinten und tiefer (dorsaler), entspringt jederseits auch der Schalenschließmuskel, der quer von einer Schalenklappe zur anderen durch den Tierkörper zieht und im durchleuchteten Präparate gut zu sehen ist. In Fig. 2, die nur eine Oberflächenansicht geben will, ist der Schalenschließmuskel nicht dargestellt. An den Mandibeln selbst können wie üblich zwei Teile unterschieden werden: Erstens die Kauladen, deren Basalteile zuerst in Fortsetzung der queren Mandibelmuskeln ebenfalls einen queren, medial gerichteten Verlauf nehmen, um in der Nähe der Vorderlippe nach hinten kurvig abzubiegen und dann, stark chitinisiert, als eigentliche Kauer, in den Spalt zwischen Vorder- und Hinterlippe tief eingelagert, in einen nach vorne konkaven Bogen überzugehen. Sie stoßen in der Mediane mit ihren bezahnten Kanten zusammen. Ein zweites wesentliches Gebilde der Mandibel ist der sogenannte Taster, der schräg nach oben (ventral) emporsteigt und dabei im Bogen sich nach einwärts krümmt, so daß das distale Ende vorne über die Vorderlippe zu liegen kommt. Der Mandibeltaster besteht aus vier Gliedern, einem breiten rechteckigen, ziemlich langen Basalgliede, dem sich das zweite, diesem breit aufsitzende, distal sich verjüngende Glied anschließt, das schon stark einwärts gebogen erscheint (Fig. 1). Auf dieses folgt als drittes Glied ein langes, sich nach vorne verschmächtigendes Segment, dem dorsal und nach hinten-dorsal gerichtet eine halbkreisförmige Platte aufsitzt. Das Endglied endlich ist fingerförmig und hat eine transversale oder vielfach sogar schräg nach hinten gerichtete Lagerung. Dem Basalgliede der Mandibel sitzt distal an der Lateralseite eine rechteckige, distalwärts sich leicht verbreiternde Platte an, die als Mandibelexopodit anzusprechen ist. Sie ist ventral nach hinten gerichtet und, wie später noch ausführlich zu besprechen sein wird, selbständig beweglich. Schon aus der Art ihrer Insertionslinie am Basalgliede des Mandibeltasters, die einen sagittalen Verlauf hat und die Drehachse des Exopoditen darstellt, ist zu entnehmen, daß ihre Bewegung nur in der Weise stattfinden kann, daß sie nach einwärts geklappt

wird und dann mit ihrer Längsachse schräg nach innen hinten zu liegen kommt, und wieder auswärts zurückgeklappt wird, wobei ihre Längsachse wie in Fig. 2 schräg nach außen-hinten gerichtet ist. Die Beobachtung am lebenden Tiere zeigt, daß die Bewegung des Exopoditen tatsächlich in dieser Weise erfolgt. Für diesen Exopoditen wird vielfach die Bezeichnung „Atemplatte" verwendet. Wir werden über die Funktion dieser Platte später noch zu sprechen haben, doch, da offenbar ihre Aufgabe hauptsächlich in der Erzeugung einer bestimmten Strömungsrichtung des durch den Fangapparat hindurchgetriebenen Speisewassers besteht, soll von der Verwendung dieser Bezeichnung Abstand genommen werden. Der Lateral- und der Distalrand des Exopoditen sind mit zusammen 7 kräftigen Borsten besetzt, die länger als die Exopoditplatte und doppelt gefiedert sind.

Der funktionell wichtigste Bestandteil der Mandibeln ist ihr Borstenbesatz. Ohne einstweilen auf nähere Details einzugehen, die am Totopräparat schwer auszunehmen sind und deren genauere Beschreibung später erfolgen soll, sei hier schon insbesondere auf die kräftigen Borsten hingewiesen, die länger als der Mandibeltaster sind — sie sind in den Figuren der systematischen Arbeiten durchwegs zu kurz gezeichnet (vgl. Fig. 1) — und die, 10 an der Zahl, von der Medialseite der drei distalen Glieder abgehen. Sie nehmen einen derartigen kurvigen Verlauf, daß sie, jederseits über die Vorderlippe hinübergreifend, mit ihrer peripheren Hälfte oder bei einigen sogar mit ihren peripheren zwei Dritteln gerade gestreckt sind und der Sagittalebene parallel verlaufen. Ihre Spitzen reichen bis ans Hinterende der Vorderlippe oder — je nach der Lage der Mandibeln — auch darüber hinaus über die Mandibelkauladen hinweg bis über die Hinterlippe. Sie haben weiter eine untereinander parallele Lagerung mit ungefähr überall gleichbleibenden Borstenzwischenräumen und man trifft nie in dieser Beziehung auf Unordnung, was anzeigt, daß sie kräftig gebaut sind und eine außerordentlich feste, fixe Einlenkung besitzen. Da diese Borsten, wie wir später hören werden, eine funktionelle Einheit bilden, seien sie, einer bei Crustaceen für solche Borstengruppen üblichen Benennung gemäß, als Borstenkämme der Mandibeln bezeichnet. Für die Lagerung der Borstenkämme ist noch folgendes Detail von Wichtigkeit. Wie wir gehört haben, zeigt der Mandibeltaster eine nach innen und aufwärts (ventralwärts) gerichtete Krümmung, derart, daß der Ver-

lauf seiner Längsachse fast eine halbe Windung einer entsprechend gekrümmten Spirale darstellt. Damit ist es gegeben, daß die Abgangsstellen der einzelnen Borsten des Kammes, je peripherer sie liegen, sich auch um so höher befinden. Und da die Kammborsten nur in der Horizontalebene gekrümmt sind, ist es selbstverständlich, daß auch der distale, gestreckte Teil um so höher (ventraler) liegt, um je distalere Borsten es sich handelt. Hinzu kommt noch, daß die peripheren, nach hinten gerichteten Teile der einander korrespondierenden proximalen Borsten ziemlich weit seitlich liegen und jede weiter distal abgehende Borste in ihrem gestreckten Abschnitte um einen bestimmten Betrag weiter einwärts gelegen ist. Kurz ausgedrückt, die proximalsten Borsten liegen am tiefsten (dorsalsten) und die einander auf beiden Seiten korrespondierenden in ihrem gestreckten Verlaufe weit voneinander entfernt, den Seitenrändern der Vorderlippe entlang, die distalsten dagegen am höchsten (ventralsten) und in ihrem gestreckten Verlaufe so nahe beisammen, daß sie fast zur Berührung kommen. Die Borstenkämme der beiden Mandibeln bilden demnach in ihren peripheren Teilen Wände, die sich in der Mediane bis zur Berührung nähern können und seitlich in dorsaler Richtung stark auseinander weichen. Dabei muß man beachten, daß die Spitze des Mandibeltasters hoch über dem (stark ventral vom) Niveau der Vorderlippe liegt und das gleiche auch für die medialste Kammborste zutrifft. Die Borstenkämme grenzen also über der Vorderlippe (ventral von ihr) einen dreiseitig prismatischen Raum ab, dessen Boden von der Oberfläche der Vorderlippe und dessen Seitenwände von den beiden Borstenkämmen gebildet werden. Wir werden später hören, daß die Kammborsten doppelt gefiedert sind und durch die Fiederhärchen die Zwischenräume der Kammborsten verlegt erscheinen. Es sei schon hier vorausgenommen, daß dieser derart umgrenzte Raum im Fangapparat von *Notodromas* als Pumpen- und Filterraum fungiert. Um die Lageverhältnisse der Kammborsten in der Zeichnung zum Ausdruck zu bringen, sind die hochgelegenen Borsten in Fig. 2 stark, die tiefgelegenen schwach ausgezogen.

Dieser prismatische Filterraum ist nach vorne und nach hinten offen. Beide diese Öffnungen werden jedoch durch Borsten- und Haarbildungen verlegt, so daß der Filterraum, wenigstens in einer bestimmten Bewegungsphase der Mandibeln, einen vollständig umwandeten Raum bildet. An dieser Stelle sei einstweilen nur der vor-

dere Verschluß kurz angedeutet, weil man einiges davon am Totopräparat erkennen kann. Er setzt sich aus zwei Teilen zusammen. Erstens besitzt die Vorderlippe am Vorderrande einen Saum von dichtstehenden, langen, vertikal gerichteten, steifen Haaren (Fig. 2, *vHS*). Er ist so gelagert, daß, wenn die Mandibeltaster sich nach einwärts bewegen, ihre vordersten Teile gerade über den Haarsaum zu liegen kommen und so die vordere Öffnung wenigstens teilweise verlegt erscheint. Zweitens ist, wie schon erwähnt, das vorletzte Glied der Mandibeltaster in eine dorsal gerichtete Platte ausgezogen, sie trägt an ihrem distalen Rand ebenfalls einen dichten Haarsaum. Werden die Mandibeltaster einwärts bewegt, so legen sich diese vertikal stehenden Platten von der Seite her an die Vorderlippe an und bewirken so vorne seitlich eine Abdichtung des Filterraumes. Überdies wirken an diesem Verschlusse, der erst später genauer beschrieben werden soll, noch weitere Borsten- und Haardifferenzierungen mit, die am vorletzten und letzten Gliede der Mandibeltaster ausgebildet sind.

Um sich von den an den Verschluß der vorderen Öffnung des Filterraumes gesetzten Anforderungen eine klare Vorstellung zu machen, sei hier schon folgendes bemerkt: Die vordere Öffnung ist in ihrer Konfiguration dadurch kompliziert, daß die Borstenkämme der Mandibeltaster erst in ihren peripheren Abschnitten einen geraden, von vorne nach hinten gehenden Verlauf besitzen, während sie in ihren proximalen Teilen gebogen erscheinen. Die Folge davon ist, daß der Filterraum nicht nur nach vorne offen ist, sondern daß auch im Dache des Filterraumes eine vordere, dreieckige, zwickelförmige Lücke vorhanden ist. Dem Verschlusse dieser komplizierten Öffnung dienen die hier einstweilen nur kurz erwähnten Differenzierungen, der vordere Haarsaum der Vorderlippe und die hier nur kurz namhaft gemachten Enddifferenzierungen der Mandibeltaster, auf die später noch näher eingegangen werden wird und die diesen Verschluß in sehr wirksamer Weise zu bewerkstelligen imstande sind.

Studieren wir das lebende Tier im Klemmpräparat, so sieht man, daß die Mandibeltaster in steter rhythmischer Bewegung sich befinden. Und zwar geht diese in der Weise vor sich, daß die Taster sich nach einwärts bewegen und dadurch ihre Borstenkämme über der Vorderlippe zur Näherung bringen, so daß sie sich dachförmig über der Vorderlippe zusammenschließen, um dann wieder weit aus-

einander zu weichen. Dabei fassen sie offensichtlich bei der Öffnungsbewegung ein ziemlich beträchtliches Wasserquantum zwischen sich, das dann bei der Schließbewegung einer Filtration unter Druck durch die als Filterwände fungierenden Borstenwände unterzogen wird und aus dem auf diese Art Schwebepartikelchen abfiltriert werden, die innerhalb des Filterraumes zurückbleiben, während das der Schwebepartikelchen entledigte Wasser durch die Filterwände seitlich hindurch passiert und dieses zuerst in querer Richtung strömende Wasser durch den rhythmischen Schlag der später zu besprechenden Exopoditen der 1. Maxillen in seiner Strömungsrichtung nach hinten abgelenkt wird. Auf die Details der Schlagweise der Mandibeln werden wir erst näher bei Besprechung der Mikrozeitlupenaufnahmen des Fangapparates von *Notodromas* eingehen können.

Das folgende Gliedmaßenpaar, das ebenfalls am Aufbau und Betrieb des Fangapparates einen hervorragenden Anteil besitzt, ist die 1. Maxille. Sie ist im wesentlichen als sogenannte Kaulade entwickelt, die median in 4 Endite ausgeht, welche mit verschiedenartigen Borsten ausgestattet sind. Als Taster der 1. Maxille wird der vorderste Endit aufgefaßt, an dem ein besonderes Endglied abgesetzt erscheint, der aber keine selbständige Beweglichkeit aufweist (vgl. Fig. 1). Wichtig für uns ist die Lagerung dieser medialen Differenzierungen. Der vorderste, als Taster aufgefaßte Endit liegt sehr hoch (stark ventral), so daß er sich im Niveau der höchsten (ventralsten) Kammborste befindet. Die folgenden echten Endite liegen je immer tiefer (ventraler), so daß der kaudalste fast der Hinterlippe aufliegt. In Fig. 2 sind der Übersichtlichkeit halber die Medialränder der 1. Maxille verhältnismäßig weit seitlich liegend eingezeichnet, welche Lagerung auch vielfach bei Präparaten mit stark geöffneter Schale tatsächlich anzutreffen ist. In natürlicher Lagerung jedoch befinden sich die Medialränder viel weiter medial, so daß ihre Borstendifferenzierungen sich den Kammborsten anlegen. Wir werden später noch sowohl auf den Intimbau der verschiedenen Enditborsten als auch auf die genauere Lagerung der Endite ausführlich einzugehen haben. Hat man ein lebendes Präparat vor sich, das die rhythmischen Bewegungen in normaler Weise zeigt, so kann man trotz der Schnelligkeit, mit der die Bewegungen ausgeführt werden, doch ganz gut erkennen, daß die 1. Maxillen mit ihren Endit-

borsten entlang den Kammborsten nach vorne geführt werden und an ihnen wieder zurückgleiten.

Außer diesen Teilen findet man an der 1. Maxille noch ein mächtiges Gebilde, dessen Beschreibung und Abbildung in den systematischen Arbeiten über *Notodromas* übergangen wird (zum Beispiel bei Vávra, 1891, Sars 1928, siehe Fig. 1). Es ist dies eine große, aber sehr zarte Platte, die seitlich der 1. Maxille ansitzt und ihre Flächenentwicklung in dorsoventraler Richtung besitzt; ihr Lateralrand ist wesentlich länger als ihre Anwachslinie, so daß sie als dreieckig angesprochen werden kann. Der Lateralrand ist mit einer beträchtlichen Anzahl von langen, aber ziemlich weichen, nicht stark chitinisierten, doppelt gefiederten Borsten besetzt, die fächerförmig ausstrahlen. Diese Platte ist nicht in einer Ebene ausgebreitet, sondern gebogen, mit einer nach hinten gerichteten Konkavität. Sie besitzt Eigenbeweglichkeit und ist als Exopodit der 1. Maxille anzusprechen (Fig. 2, *E 1. Mx*). Sie zeigt sich am lebenden Tier in ständiger rhythmischer Bewegung begriffen, indem sie nach vorne schwingt, wobei sie eine transversale Stellung (wie in Fig. 2) erreicht, und wieder zurückgeführt wird, wobei sie in eine nach hinten gerichtete Lagerung gelangt und sich mit ihrer Höhlung an die hinteren Extremitäten anlegt. Auch dieser Exopodit wird, wo er an der 1. Maxille von Ostrakoden beschrieben wurde, vielfach als „Atemplatte“ angesprochen, doch gilt für ihn das gleiche wie für den Exopoditen der Mandibel, daß er nämlich insbesondere im Dienste des Betriebes des Fangapparates steht. Er besitzt offenbar die Aufgabe, das durch die Filterkämme der Mandibeln durchgepreßte, durch die Exopoditen der Mandibeln nach hinten abgelenkte Speisewasser des Fangapparates weiter zu führen und durch den hinteren Ausströmungsspalt der Schale auszutreiben.

Als nächste Gliedmaße, die ebenfalls in den Aufbau des Fangapparates eingeht, ohne jedoch in gleich aktiver Weise wie Mandibel und 1. Maxille an seinem Betriebe beteiligt zu sein, ist eine Extremität zu nennen, über deren Homologisierung die Meinungen strittig sind. Während die eine Auffassung, die z. B. von Vávra (1891) und Giesbrecht (1921) vertreten wird, dahin geht, daß dieses Bein wie gewöhnlich bei Krustazeen als 2. Maxille anzusprechen sei, wird von anderen (z. B. Müller, 1926/27, Sars, 1928, Alm, 1915, Klie, 1926) die Ansicht vertreten, daß bei den Ostrakoden die 2. Maxille rückgebildet und das auf die 1. Maxille folgende Bein dem

1. Thorakalbein homolog sei. Es wird von diesen Forschern dieses Bein auch dementsprechend genannt oder auch, in Rücksicht darauf, daß es gewisse Beziehungen zu den eigentlichen Mundgliedmaßen besitzt, unter dem Namen Kieferfuß oder Maxilliped geführt. Bestimmte Gründe, auf die ich erst weiter unten eingehen will, veranlassen mich, dafür einzutreten, daß in der Ausbildung der Extremitäten bei den Ostrakoden keine abnormen Verhältnisse vorliegen und in diesem Beine eine der 2. Maxille entsprechende Bildung gegeben ist, weshalb ich es auch als solche bezeichnen werde.

Diese 2. Maxille ist dadurch interessant, daß sie geschlechtsdimorph ausgebildet ist (Fig. 1). Beim Weibchen ist die rechte und linke 2. Maxille gleich gestaltet, während beim Männchen das rechte Bein zweimal so groß ist wie das linke und beide im Gegensatz zum Weibchen am Ende eine kräftige Klaue tragen. Der allgemeine Bau dieser Extremität ist jedoch bei beiden Geschlechtern im wesentlichen gleich. Wir finden ein längliches Basalglied, das von seiner Ansatzstelle schräg nach vorne-medial verläuft und dabei der Bauchseite des Tieres ziemlich anliegend bleibt. Der Distalteil des Basalgliedes erscheint abgeflacht und zeigt einen breiten, abgerundeten Distalrand, der über die Hinterlippe zu liegen kommt und die hinteren Endite der 1. Maxille überlagert (Fig. 2). Dieser Distalrand ist reichlich mit Borsten von charakteristischer Form besetzt. Diese Borsten sind es, die zusammen mit anderen Bildungen am Abschlusse der hinteren Öffnung des Filterraumes beteiligt sind. Die Beziehung dieser Differenzierungen zur Mundöffnung, über der sie ja gelegen sind, und ihre mutmaßliche Beteiligung am Geschäfte der Nahrungsaufnahme sind der Anlaß gewesen, daß dieser Distalrand des Basalgliedes der 2. Maxille zusammen mit seiner Borstenausstattung als „Kaulade" angesprochen wurde. Auch hier ist wieder in bezug auf Fig. 2 gegenüber den natürlichen Verhältnissen zu erwähnen, daß das Paar der 2. Maxille normal wesentlich stärker zusammengerückt liegt und dadurch die Hinterlippe von den Kauladen fast ganz verdeckt erscheint. Das Basalglied trägt nur noch ein weiteres, nach hinten gelegtes Glied, das an der Ventralseite eine Strecke weit hinter dem Distalrande (der Kaulade) inseriert ist und beim Weibchen (Fig. 1 und 2) eine dreieckige, langgestreckte Form ohne besondere Differenzierungen aufweist. Die 2. Maxille zeigt bei Tätigkeit des Fangapparates nur eine zitternde rhythmische Bewegung, die allein aktiv vom Basalgliede durchgeführt wird, während das

Endglied dabei passiv mitgenommen wird. Dabei schiebt sich der Distalrand (die Kaulade) nach vorne und wieder zurück.

Unter (dorsal) und medial von der 2. Maxille liegt das 1. Thorakalbein, das ebenfalls eine einfache Bildung darstellt (siehe Fig. 2), auf dessen Form hier jedoch nicht näher eingegangen zu werden braucht, weil es weder am Aufbau des Fangapparates beteiligt ist noch auch bei seinem Betriebe tätig eingreift. Es liegt am lebenden Tiere stets ruhig da und scheint bei *Notodromas* eine funktionslose Extremität zu sein. Bei manchen kriechenden Formen unter den Ostrakoden wird die Gangbewegung durch diese Extremität zusammen mit der 2. Antenne durchgeführt (Klie, 1926, Cannon, 1926). Zu erwähnen ist weiter noch das 2. Thorakalbein, eine fünfgliedrige Extremität, die stark seitlich inseriert ist, eine Anzahl typisch gelagerter und geformter Borsten aufweist und durch außerordentliche Beweglichkeit ausgezeichnet ist. Man findet es am lebenden Tiere kaum jemals in Ruhe, doch ist seine Bewegung grundverschieden von der der Mandibeln und der 1. und 2. Maxillen. Während diese Beine eine gesetzmäßige, stets in gleicher Weise sich wiederholende Bewegung aufweisen, ist die Bewegungsweise des 2. Thorakalbeines durch große Verschiedenartigkeit charakterisiert und das, was für die genannten Beine so überaus typisch ist, der gleichartige Bewegungsrhythmus, geht dem 2. Brustbeine vollständig ab. Dabei ist hervorzuheben, daß sein Endglied, das eine charakteristische Bedornung aufweist, einen außerordentlich großen Aktionsradius besitzt. Es kann weit nach vorne, bis zur Mandibel hin, greifen, es kann seitlich und nach hinten hin ausgreifen, aber es ist unmöglich, eine typische, sich öfter wiederholende Bewegungsreaktion dieser Gliedmaße namhaft zu machen. Dabei werden auch ihre Bewegungen sehr rasch durchgeführt. Diesem Beine ist schon lange die Bezeichnung „Putzfuß“ beigelegt worden, und sie ist sicher zutreffend. Der allgemeinen Meinung nach, der ich mich anschließe, dienen die unregelmäßigen Bewegungen dieses Beines dazu, den Schalenraum, durch den ein ständiger Wasserstrom (der Speisestrom des Fangapparates) hindurchpassiert, von Verschmutzungen und Verlegungen durch Partikelchen, die sich da und dort absetzen, rein zu halten. — Am Hinterende des Tieres ist eine paarige Furca eingelenkt, die normalerweise nach vorne umgeschlagen getragen wird. Jedes Furcaglied ist an seinem Ende mit 3 gebogenen Borsten ausgestattet, von denen in Fig. 2 nur eine eingezeichnet ist. Diese

Furcalborsten kommen über die (ventral von der) Hinterlippe zu liegen.

III. Der feinere Aufbau des Fangapparates.

1. Die Filterwände und der vordere Verschluß des Filterraumes.

Nach dieser ersten allgemeinen Orientierung, die an Hand des Totopräparates stattfinden konnte, sind wir gezwungen, zur Erkennung der mannigfachen und detailreichen Spezialdifferenzierungen, die aus dem kurz in seiner Architektonik skizzierten Gebilde des Fangapparates erst eine wirksame Einrichtung zum Filtrieren des Wassers und zur Verwertung des Filterrückstandes als Nahrungsmaterial machen, zum Studium von Schnitten zu schreiten. Wie schon einmal, bei Untersuchung des Fangapparates von *Daphnia* (Storch, 1924), waren mir auch hier wieder Zelloidin-Paraffin-Schnitte größerer Dicke besonders dienlich. Sie erlauben nämlich an Hand von wenigen Schnitten, deren Bilder dann leicht zu einem Ganzen aufzubauen sind und die auch leicht die zusammengepaßten Bestandteile verschiedener Organe, das ineinandergreifende Räderwerk dieser Maschinerie zu überblicken gestatten, wirklich in die eigentlichen Geheimnisse eines solchen Betriebsmechanismus einzudringen und die zahlreichen Sondervorrichtungen und Spezialanpassungen, die bis ins Intimste und Minutiöseste gehen, Borstenausbildungen und Haardifferenzierungen betreffen und natürlich immer mit einer besonderen an- und eingepaßten Lagerung der betreffenden Baugebilde einhergehen, in all ihrer Schönheit und Zweckmäßigkeit zu erkennen. Vielleicht ist es etwas übertrieben, wenn man sich herausnimmt, bei einem solchen Schöpfungswerke der Natur von einer „Symphonie in Borsten und Haaren“ zu sprechen. Es soll damit nur die Verwendbarkeit und Ausnutzbarkeit des Baumateriales, des Chitins, das den Arthropoden zur Verfügung steht, und die raffinierte Kunst, mit der dieses Material zu den mannigfachsten Differenzierungen herangezogen wird, zum Ausdrucke gebracht werden.

Bei den Arthropoden und insbesondere bei den Krustazeen wird immer besonderer Wert gelegt auf die Formausbildung der Beine, deren Kenntnis vor allem bei den Ostrakoden zu ihrer systematischen Bestimmung unerläßlich ist. Aber wenn man sich nicht damit begnügen will, den Namen des Tieres zu erfahren, sondern gewillt

ist, sich auch ein Wissen darüber zu erwerben, was die Tiere mit der Formenmannigfaltigkeit ihrer Beine im Leben anfangen, dann heißt es über die Kenntnis der Umrißlinien ihrer Beine hinauszukommen, ihre Lagerung, ihre geordnete Zusammenfügung zu studieren und insbesondere darnach zu sehen, wie ihre Sonderausstattung mit Chitindifferenzierungen beschaffen ist. Denn gerade hier treffen wir auf die markantesten und divergierendsten Differenzierungen, die eine deutliche Sprache in Hinsicht auf die Aufgabe, die ihnen im Leben obliegt, sprechen. Dann schwindet dahin der leere Begriff des Beines, der bis heute bei den Krustazeen eine so große Rolle spielt, und an seine Stelle tritt die klare und inhaltsvolle Vorstellung von Werkzeugen, die sich die Tiere geschaffen haben und die sie in einer ihnen eigentümlichen Weise verwenden und mit deren Betätigung sie ihr Leben erfüllen. Dann erst wird uns auch ihr Leben verständlich. Dieser nicht ganz leichten Aufgabe sei bei unserem Tiere, bei *Notodromas monacha*, der folgende Abschnitt gewidmet.

Die Schnitte, die den folgenden Erörterungen zur Unterlage dienen, sind 40 μ dick. Bei ihrer Untersuchung leistet ein Stereomikroskop sehr vorteilhafte Dienste, da es gestattet, körperlich zu sehen, und so den Einblick in das ineinandergreifende Räderwerk eines solchen Mechanismus wesentlich erleichtert. Das von mir dazu benutzte ist das ausgezeichnete Stereomikroskop der Firma C. Reichert, Wien. Man darf sich weiter bei solchen Untersuchungen mit schwachen Vergrößerungen nicht begnügen, sondern muß sich häufig der stärksten Vergrößerungen, bis zu Immersionslinsen, bedienen, um all die minutiösen Feinheiten der funktionellen Strukturen, die überall anzutreffen sind, bis in ihre intimsten Details erkennen zu können. Zur Veranschaulichung der beobachteten Verhältnisse lege ich der Darstellung einerseits Zeichnungen zugrunde, die die in den 40 μ dicken Schnitten gegebenen Bilder plastisch zur Darstellung zu bringen versuchen, anderseits jedoch auch, da Zeichnungen immer etwas schematisch bleiben, Mikrophotogramme, die nach diesen dicken Schnitten aufgenommen wurden und die deshalb sicherlich gewisse Mängel aufweisen, die aber, wie ich hoffe, doch eine hinreichend klare und dabei dokumentarische Detailaufklärung über alles Wichtige, was an morphologischen und topographischen Gegebenheiten in diesem Fangapparat namhaft zu machen ist, zu bringen imstande sein werden.

Bei der jetzt folgenden Darstellung wird es angezeigt sein, nicht wie bisher die Beine jedes für sich zu behandeln, sondern einen anderen Weg einzuschlagen, das funktionell Zusammengehörige zu schildern, das oft aus Teilen verschiedener Organe besteht, und so in allmählichen Schritten das Ganze des Fangapparates in seinem genauen Aufbau erstehen zu lassen. Beginnen wir an Hand von

Querschnitten. In Fig. 3—5 sind drei solche aufeinanderfolgende in plastischer Darstellung wiedergegeben, die, mit dem Immersionsobjektiv 1 : 12 von C. REICHERT gezeichnet, einen Überblick über den Kern des Fangapparates gestatten. In Fig. 4 und 5, die die Schnitte bis zum Hinterende der Vorderlippe wiedergeben, sehen wir

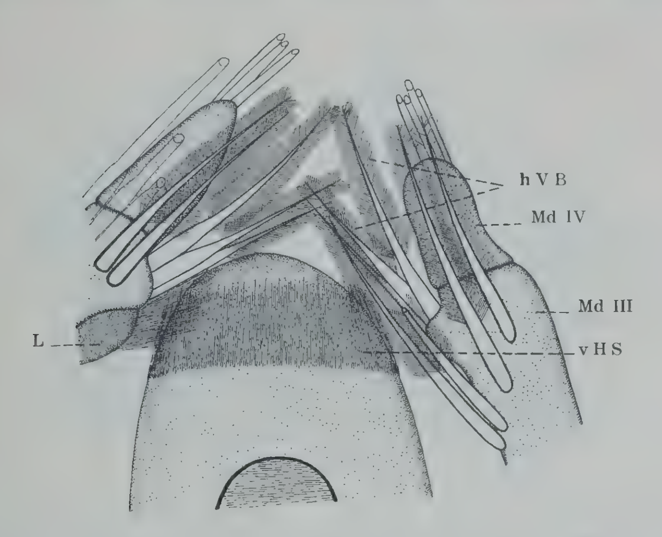


Fig. 3. Querschnitt durch den vordersten Abschnitt der Vorderlippe, mit Aufblick von vorne. Dargestellt ist der vordere Abschluß des Filterraumes, der durch die hinteren Verschlußborsten (*hVB*, die gefiedert eingezeichneten Borsten), den vorderen Haarsaum der Vorderlippe (*vHS*) und die lappenartige, mit einem Haarsaum versehene Verbreiterung des vorletzten Gliedes des Mandibeltasters *(L)* erfolgt. *Md III* und *Md IV* 3. und 4. Glied des Mandibeltasters.

den von der Vorderlippe und den Borstenkämmen umgrenzten Filterraum. In Fig. 4, dem vorderen Schnitte, sind die Kammborsten in ihrem bogig gekrümmten Teile, in Fig. 5 in ihrem gerade gestreckten Teile getroffen. Die Doppelfiederung der Kammborsten ist eingezeichnet, man erkennt, daß die beiden Fiederreihen einer Borste ungefähr einen Winkel von 90° einschließen und daß sie schräg nach einwärts gerichtet sind. Die Fiederhärchen sind von solcher Länge, daß die untere Reihe einer oberen Borste und die obere Reihe der darunterliegenden Borste mit ihren Spitzen zusammentreffen und so den Zwischenraum zwischen je zwei übereinanderliegenden Borsten vollständig verlegen. Fig. 6 ist das Photogramm eines sagittalen Schrägschnittes, der von vorne medial nach hinten lateral geführt ist und die Filterborsten im bogig gekrümmten Teil ungefähr quer durchschneidet. Unten ist ein Schrägschnitt durch die Vorderlippe

zu sehen, während links der Stiel der Mandibelkaulade gerade in der Gegend, wo er an die Vorderlippe herantritt, quer durchschnitten ist. Man sieht über der Vorderlippe die Querschnitte der Filterborsten und weiter sehr gut die dachförmig die Borstenzwischenräume überdeckenden Filterhärchen. Die nach einwärts gerichtete

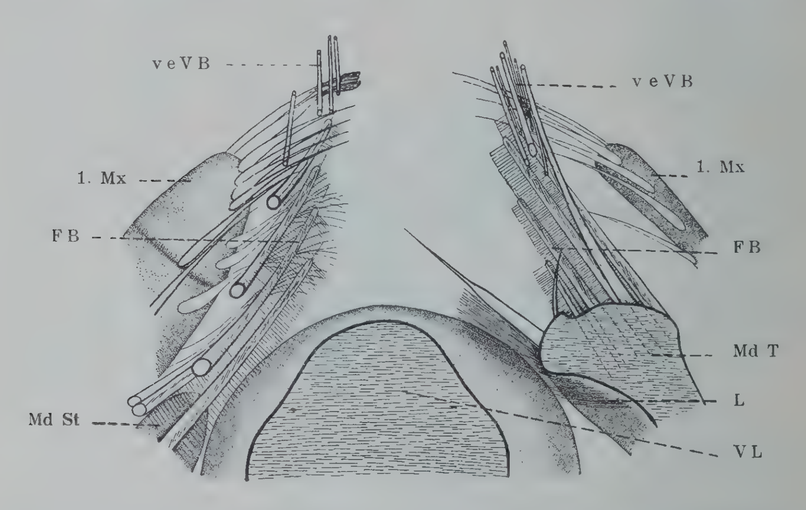


Fig. 4. Auf den in Fig. 3 wiedergegebenen folgender Querschnitt durch den Fangapparat, mit Aufblick von vorne. Der Querschnitt ist etwas schräg geführt, so daß er rechts weiter vorne liegt als links. *FB* Filterborsten, *L* lappenförmige Verbreiterung des vorletzten Gliedes des Mandibeltasters mit dem Haarsaum, *MdSt* Stiel der Mandibelkaulade, der hier links an die Vorderlippe herantritt, *MdT* Mandibeltaster, *1. Mx* 1. Maxille mit den verschiedenen Enditborsten (an der linken sind oben zwei Fächerborsten, unten eine Anzahl Pinselborsten dargestellt), *veVB* ventrale Verschlußborsten, *VL* Vorderlippenquerschnitt.

Lagerung der Fiederhärchen ist funktionell von Bedeutung. Wie wir hören werden, findet eine Durchfiltration des Wassers aus dem Filterraum durch die Borstenkämme statt. Dabei werden wohl die Fiederhärchen etwas nach außen gepreßt, aber bei ihrer charakteristischen Lagerung kann es nur dazukommen, daß die dachförmig zusammenschließenden Härchenreihen eines Borstenzwischenraumes sich noch fester zusammenlegen und so die Filterwand dichter machen. Auf den Figuren 4 und 5 sehen wir weiter, wie die Borsten der Endite der 1. Maxille sich von außen her an die Borstenkämme anlegen, in Fig. 5 gehören die obersten, haarförmig aufgesplitterten Borsten schon der Kaulade der 2. Maxille an.

Fig. 3 gibt einen vorderen Querschnitt durch die Vorderlippe wieder. Er zeigt uns ihre vertikal stehende Vorderfläche, die in allmählicher Wölbung (nach oben zu) in ihre Bauchfläche übergeht.

An ihr ist der schon früher erwähnte vordere Haarsaum ausgebildet, der aus langen, dichtgestellten Haaren besteht, die leicht nach hinten geneigt sind. Dieser Haarsaum ist auch in Fig. 6 schön zu erkennen. Er bildet, wie erwähnt, einen Bestandteil des vorderen Verschlusses des Filterraumes, ebenso wie der Endteil des Mandibeltasters mit

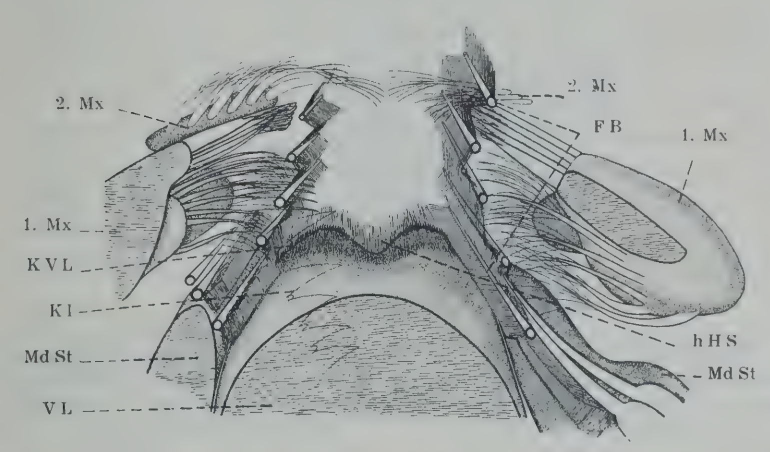


Fig. 5. Auf Fig. 4 folgender Querschnitt. *FB* Filterborsten, *hHS* hinterer Haarsaum der Vorderlippe, *KVL* mit einer bezahnten Leiste versehener Hinterrand der Vorderlippe, *Kl* mit kräftigen Zähnen versehene Kaulade der Mandibel, infolge des Schrägschnittes nur links getroffen, *1. Mx* 1. Maxille mit den verschiedenen Borstenbildungen, *2. Mx* Anschnitt des sog. Kaurandes der 2. Maxille mit Pinselborsten, rechts nur einige dieser Borsten getroffen. Übrige Bezeichnungen wie früher.

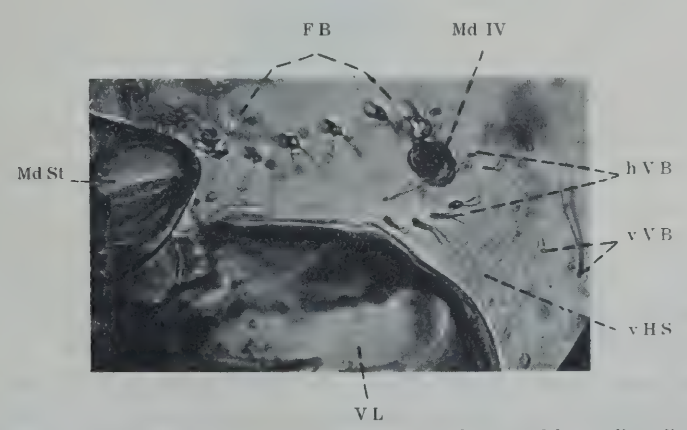


Fig. 6. Sagittaler Schrägschnitt durch den Fangapparat, rechts ungefähr median, links stark seitlich geführt. *FB* Filterborsten mit den Filterhärchen, *hVB* hintere Verschlußborsten, *Md IV* Endglied des Mandibeltasters, *MdSt* Stiel der Mandibelkaulade, *vHS* vorderer Haarsaum der Vorderlippe, *vVB* vordere Verschlußborsten. Mikrophotogramm, Vergrößerung 490mal. Die Mikrophotogramme sind alle in der Reproduktion auf ungefähr $^2/_3$ verkleinert worden.

seinen Borsten, welche Gebilde ebenfalls in Fig. 6 zu sehen sind. Diesen Verschluß des Filterraumes wollen wir zuerst besprechen und zu diesem Behufe vor allem den feineren Aufbau des Mandibeltasters kennenlernen.

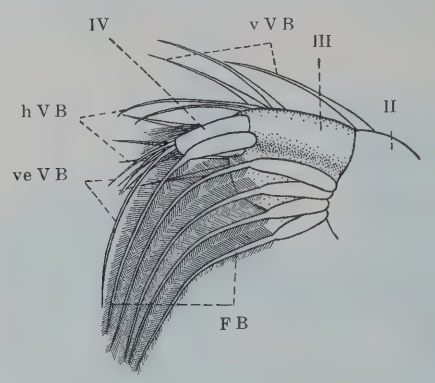


Fig. 7. *a* Medialansicht, *b* Lateralansicht des Endabschnittes des linken Mandibeltasters, *FB* Filterborsten, *HB* Haarbüschel am Endgliede des Mandibeltasters, *hVB* hintere Verschlußborsten, *L* Lappen am 3. Gliede des Mandibeltasters mit Haarsaum, *vVB, veVB* vordere und ventrale Verschlußborsten, *II, III, IV* 2, 3. und 4. Glied des Mandibeltasters.

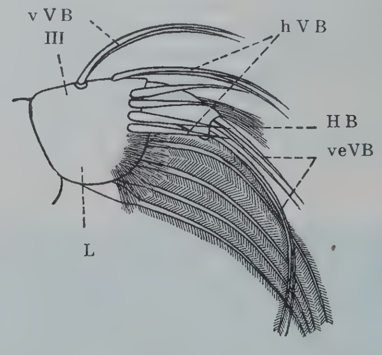


Fig. 7b.

Fig. 7a stellt den Endteil eines Mandibeltasters (und zwar eines linken) mit Aufsicht auf seine Medialfläche dar, die jedoch infolge der starken Drehung des Mandibeltasters lateralwärts sieht; Fig. 7b dessen Lateralansicht, die jedoch medialwärts sieht und sich zum Teile an die Seitenwand der Vorderlippe anlegt, wie wir noch hören werden. Vom proximalen (2.) Glied ist nur der Distalteil gezeichnet, von dessen Rande, und zwar von der Medialseite, 4 der Filterborsten abgehen. Überdies sitzt ihm distal und lateral ebenfalls eine einwärts-

gebogene Borste auf. Das nächste Glied ist jenes, dessen plattenförmige Verbreiterung in dorsaler Richtung schon erwähnt wurde. Von diesem Gliede gehen folgende Borsten ab: Auf der Medialseite mit distaler Insertionsstelle eine Filterborste, überdies distal an der Lateralseite (Fig. 7 b) 4 und vom oberen (ventralen) Rande ebenfalls 4 Borsten. Zwischen der Filterborste und den lateral abgehenden Distalborsten ist das Endglied des Mandibeltasters eingelenkt. Von den dem lateralen Rande ansitzenden Borsten erstrecken sich die beiden distalen fast parallel zur Längsachse des Endgliedes, bilden mit diesem einen sehr kleinen Winkel, wogegen die beiden mehr proximal stehenden stärker abstehen, einen größeren spitzen Winkel zur Achse des Endgliedes einschließen. Überdies ist der Distalrand der plattenartigen Verbreiterung mit Haaren dicht besetzt, die auch auf den Dorsalrand der Platte herübergreifen. Das fingerförmige Endglied des Mandibeltasters trägt ein bis zwei längere und eine Anzahl kürzerer Borsten. Hiezu kommt, daß es distal am Ventralrand ein Büschel dicht gestellter langer Haare trägt. Ausbildung und Lagerung aller dieser Chitindifferenzierungen haben, wie wir gleich sehen werden, ihre besondere funktionelle Bedeutung (vgl. auch Fig. 1).

Alle diese Borsten, außer den als Filterborsten hier angeführten, bilden zusammen mit den Distalteilen des Mandibeltasters und den Haardifferenzierungen den von der Mandibel gestellten Anteil am Verschlusse der vorderen Öffnung des Filterraumes. Bezüglich der Borsten des Mandibeltasters sei hervorgehoben, daß die hier getroffene Scheidung in die Filterborsten und die übrigen Borsten auch morphologisch zum Ausdrucke kommt. Während nämlich die Fiederhärchen der Filterborsten, deren charakteristische räumliche Anordnung schon mitgeteilt wurde (Fig. 6), verhältnismäßig kräftig und steif sind (sie lassen sich auch ganz leicht photographisch festhalten), zeigen die ebenfalls doppelt gefiederten übrigen Borsten einen Besatz von zarten, langen Härchen, die schwer zu sehen und auch zu photographieren sind. Sie sitzen an gegenüberliegenden Seiten den Borsten an und erstrecken sich in derselben Ebene. In Fig. 3 sind sie bei einigen Borsten eingezeichnet. Außerdem kommt diesen übrigen Borsten nicht eine so gesetzmäßige Lagerung zu. Während zwei benachbarte Filterborsten stets einen gleichbleibend breiten Zwischenraum umfassen, sind die übrigen Borsten mehr oder weniger divergierend gestellt und die Länge ihrer Fiederhärchen

nicht der Breite der Borstenzwischenräume angepaßt (Fig. 3). Es stoßen auch nicht ihre Enden mit jenen der ihnen zugewandten Fiederhärchen der benachbarten Borsten zusammen. Man kann also bei genauer Untersuchung sofort eine Filterborste nach ihrem Feinbau von den übrigen Borsten unterscheiden. Diese Borsten, die ich als „Verschlußborsten" bezeichnen will, besitzen ihren Fiederbesatz nur zur Flächenverbreiterung. Sie sind imstande, Wasserströmungen den Weg zu verlegen, und bewerkstelligen mit den übrigen Differenzierungen des Endteiles der Mandibeltaster auf folgende Weise den Verschluß der vorderen Öffnung des Filterraumes.

Den besten Überblick über diesen Verschluß erhalten wir bei Betrachtung von Frontalschnitten. Photogramme zweier solcher Schnitte sind in den Fig. 8 und 9 wiedergegeben. Bei diesen Bildern müssen wir uns daran erinnern, daß es sich um 40 μ dicke Schnitte handelt und im Photogramm nur die Einstellungsebene scharf aufgenommen erscheint. In Fig. 8, das ein Bild des höheren (ventralen) Schnittes bringt, finden wir keinen Anschnitt der Vorderlippe, sondern nur die Endteile der Mandibeltaster und der 1. Maxille getroffen. Von der Vorderlippe selbst sind nur eine Anzahl Haare vorne im Bilde zu sehen, die dem vorderen Haarsaume zugehören. Es ist deutlich ersichtlich, daß diese Haare einen schräg nach hinten gerichteten Verlauf besitzen. In diesen Haarsaum nun greifen die proximalen Borsten des Lateralrandes des 3. Gliedes und die Distalborste des 2. Gliedes des Mandibeltasters hinein. Fig. 9, die den tieferen, dorsalen Schnitt zeigt, bringt die ergänzenden Teile dazu. Es läßt sich ohne weiteres erkennen, daß bei einer Schließbewegung der beiden Mandibeltaster durch das quere Herüberlegen dieser „vorderen Verschlußborsten", wobei sie in den vorderen Haarsaum der Vorderlippe eingreifen, sich eine vertikale Wand am vorderen Abschnitte der Vorderlippe aufrichtet. Wir wollen sie einstweilen als „Stauwand" bezeichnen, ohne schon hier auf ihre funktionelle Bedeutung einzugehen. Es sei hervorgehoben, daß das Eingreifen der vorderen Verschlußborsten in den vorderen Haarsaum nicht ein zufälliges Verhalten dieses Präparates darstellt, sondern stets zu konstatieren ist, wo die Mandibeltaster genügend weit zusammengeschlossen sind, sich der Mediane genähert haben (vgl. Fig. 6, 12, 14, 15).

Zwischen dieser „Stauwand" und dem eigentlichen Aufbau des Filterapparates scheint ein freier Bereich zu bestehen. Dem ist aber

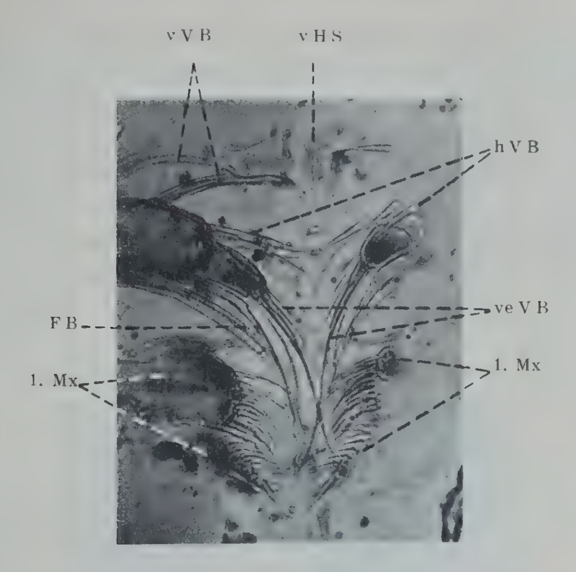


Fig. 8. Hoher (ventraler) Frontalschnitt durch den Fangapparat. Bezeichnung wie früher. Mikrophotogramm, Vergrößerung 290 mal.

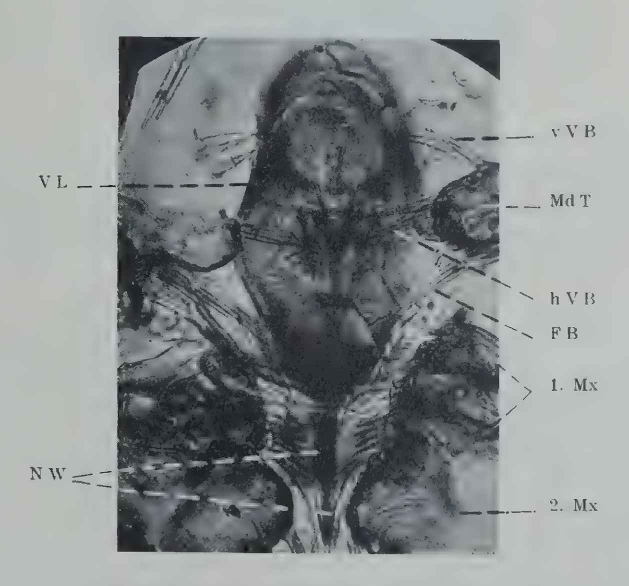


Fig. 9. An Fig. 8 anschließender, tiefer (dorsaler) gelegener Frontalschnitt. 1. Maxille *(1. Mx)* und 2. Maxille *(2. Mx)* mit ihren Borstendifferenzierungen. *NW* Nahrungswurst, die zwischen den Borsten der hinteren Enditen der 1. Maxillen liegt und sich weit nach hinten erstreckt in den Medianraum zwischen die 2. Maxillen. Übrige Bezeichnungen wie früher. Mikrophotogramm, Vergrößerung 290 mal.

nicht so, wie ein Sagittalschnitt (Fig. 10, vgl. auch Fig. 6) erkennen läßt. Der vordere Haarsaum der Vorderlippe stellt nämlich einen ziemlich breiten Gürtel dar, die Haare erstrecken sich weit nach hinten und sind da in Fig. 8 nur deshalb nicht zu sehen, weil dieser Frontalschnitt etwas schräg geführt ist, vorne tiefer (dorsaler) als hinten liegt und überdies die photographische Aufnahme bei hoher Einstellung gemacht wurde. Aus Fig. 10 ist zu sehen, daß der Haarbereich bis an das Endglied des Mandibeltasters heranreicht.

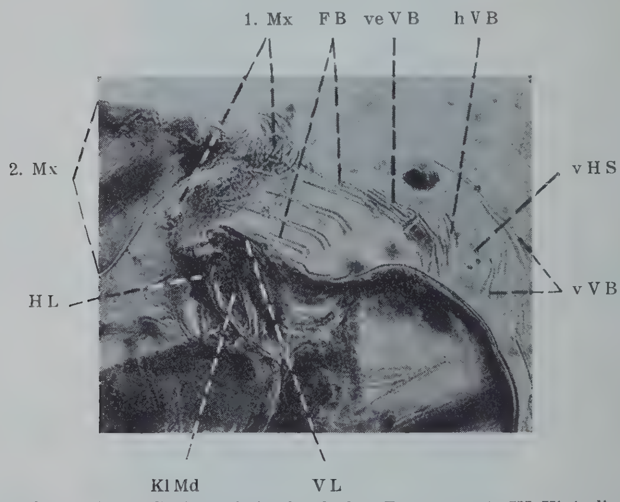


Fig. 10. Ungefähr medianer Sagittalschnitt durch den Fangapparat. *HL* Hinterlippe, *KlMd* die bezahnte Kauplatte der Mandibel, *1. Mx* die beborsteten Endite der 1. Maxille. Unterhalb des vordersten Enditen (es ist dies der erste echte Endit mit den Fächerborsten), zwischen den Filterborsten, Aufsicht auf einige Pinselborsten. *veVB* Endglied des Mandibeltasters mit den ventralen Verschlußborsten, *VL* das schnabelartige Hinterende der Vorderlippe. Übrige Bezeichnungen wie früher. Mikrophotogramm, Vergrößerung 290mal.

Der eigentliche vordere Verschluß des Filterraumes wird durch eine Anzahl Borsten bewerkstelligt, die als „hintere Verschlußborsten" bezeichnet werden mögen. Zu ihnen sind zu rechnen: die 4 vom Distalrand und die 2 distalen vom Lateralrand des vorletzten Gliedes des Mandibeltasters abgehenden Borsten. Fig. 10 zeigt, daß diese 6 Borsten — sie befinden sich im Bilde knapp vor und unter dem Anschnitte des Mandibeltasters (hVB) — vertikal übereinandergelagert sind und so eine dichtere vertikale Wand darstellen als die vordere Verschlußwand. Ihnen gleichsam als Wall vorgelagert finden wir den vorderen Haarsaum und die vorderen Verschlußborsten, die alle in Fig. 10 und Fig. 6 gut zu sehen sind. In Fig. 8 und 9 sind

diese hinteren Verschlußborsten gleichfalls zu sehen und es ist erkennbar, daß sie, übereinanderliegend, den Abschluß zwischen Endglied des Mandibeltasters und der Vorderlippe besorgen. Was die funktionelle Bedeutung dieser vorderen Verschlußvorrichtung des Filterraumes betrifft, so sei folgendes bemerkt: Wenn durch Näherung der beiden Filterkämme das im Filterraume eingeschlossene Wasser unter Druck gerät, wäre natürlich ohne Vorlagerung der genannten Bildungen die Möglichkeit gegeben, daß ein beträchtlicher Teil der Wassermenge nach vorne entströmt. Durch die Vorlagerung der hinteren Verschlußwand, der sich davor erstens der breite Haargürtel, dessen Strich gegen die Strömungsrichtung geht, und zweitens wie zu dessen Stützung noch der Stauwall der vorderen Verschlußwand anschließt, ist ein irgendwie in Betracht fallendes Entströmen von Wasser in dieser Richtung hintangehalten.

Wie jedoch schon früher erwähnt, ist der Filterraum nicht nur vorne abschlußbedürftig, sondern zeigt auch in seinem Dache (ventral) eine dreieckige, zwickelförmige Öffnung, die dadurch gegeben ist, daß die Filterborsten von den Seiten her kurvig über die Vorderlippe herübergreifen und erst in ihrem Endverlaufe nach hinten gestreckt gehen und sich hier zusammenschließen können. Wie der Verschluß dieser Lücke im allgemeinen durchgeführt wird, ist schon weiter oben besprochen worden, hier sollen seine Details ausgeführt werden. Vor allem ist es das Endglied des Mandibeltasters, das sich mit seinen Endborsten in diese Lücke hereinlegt. Diese Endborsten sind von verschiedener Länge, doch durchwegs kürzer als die Filterborsten und zeigen einen diesen gleichgerichteten Verlauf. Sie füllen einen wesentlichen Teil der zwickelförmigen Lücke aus, doch bleibt immerhin noch ein Bereich frei, der zwischen der hinteren vertikalen Verschlußwand und dem Endgliede besteht (Fig. 8). Dieser Bereich wird eingenommen von dem Haarbüschel, das distal am Endglied des Mandibeltasters ausgebildet ist (siehe Fig. 7 a und b) und das auch an den abgebildeten Mandibeltaster-Endgliedern der Fig. 8 erkennbar ist. Der Zusammenschluß der Mandibeltaster, wie er in Fig. 8 und 9 festgehalten ist, ist sicher nicht der extremste, die Näherung wird gewiß noch weiter gehen. In den beiden Figuren, die zwei übereinander liegenden Schnitten entsprechen, kann man sehr gut die schräg übereinander liegenden Filterborsten erkennen, wenn auch in jeder Abbildung nur je eine scharf eingestellt ist. Wenn wir uns die Mandibeltaster noch etwas mehr genähert denken, ist

wohl ohne weiteres ersichtlich, daß auch die ziemlich umfangreiche obere (ventrale) Lücke des Filterraumes dadurch hinreichend verlegt erscheint. Freilich ist auch dieser Verschluß kein absolut abdichtender, aber immerhin wird die Wasserpassage ebenso wie nach vorne hinaus durch die früher beschriebenen Einrichtungen auch nach oben hinaus (ventralwärts) durch die sich herüberlegenden Endteile der Mandibeltaster mit ihren Borsten- und Haardifferenzierungen wesentlich beeinträchtigt, während das Durchtreten des Wassers durch die Seitenwände (die Borstenkämme) des Filterraumes durch eine Einrichtung gefördert wird, die wir später noch eingehender zu besprechen haben werden. Es sind dies die in seitlicher Richtung schlagenden Exopoditen der Mandibeln, die eine Strömung des Wassers vom Filterraum ausgehend in seitlicher Richtung erzwingen.

Die Abschließung des Filterraumes ist damit noch nicht zu Ende besprochen. Eine undichte Stelle ist noch vorhanden, und zwar dort, wo die Mandibeltaster, in querer Richtung verlaufend, an die Vorderlippe herantreten. Weiter hinten, wo die Seitenwände des Filterraumes von den Filterborsten gebildet werden, besorgen diese selbst den dichten Anschluß an die Vorderlippe, indem die ventral liegenden Filterborsten sich den Seitenwänden der Vorderlippe anlegen (Fig. 4, links, und Fig. 5, rechts). Und noch weiter hinten (man vgl. Fig. 2) ist der Stiel der Mandibelkaulade an die Vorderlippe herangetreten und hier liegen die Filterborsten diesem auf. Aber vorne, wo die Filterborsten in einer Kurve sich über die Vorderlippe herüberbiegen, klafft eine Lücke, die noch verlegt werden muß, soll nicht die Wirksamkeit des Filterapparates eine empfindliche Herabminderung erfahren. Dem ist durch die in vertikaler Richtung erfolgte Verbreiterung des vorletzten Gliedes des Mandibeltasters abgeholfen. Die Wirkung dieser Einrichtung ist gut aus Fig. 11 erkennbar, die einen ungefähr sagittalen Längsschnitt durch den Filterapparat wiedergibt, welcher so weit seitlich geführt ist, daß die Seitenwand der Vorderlippe nur leicht angeschnitten erscheint. Wir sehen hier sehr schön, wie die lappenartige Verbreiterung des vorletzten Gliedes des Mandibeltasters sich von der Seite her an die Vorderlippe anlegt und so auch hier eine Abdichtung des Filterraumes herbeiführt. Dabei ist noch zu bedenken, daß Distal- und Dorsalrand dieser Platte mit Haaren besetzt sind (Fig. 7 b) und diese Bürste eine dichtende Auflage des Lappens auf der Vorder-

lippe ermöglicht. Dieser Schnitt gibt einen guten Überblick über den Aufbau einer Seitenwand des Filterraumes. Er zeigt erstens die Basis, auf der die Filterwand aufruht, die Kaulade der Mandibel, von der wir schon früher gehört haben (S. 161, siehe Fig. 2), daß sie hinter der Mitte der Vorderlippe an diese im Bogen herantritt, darüber die Filterborsten, die in gleichmäßigen, ziemlich beträcht-

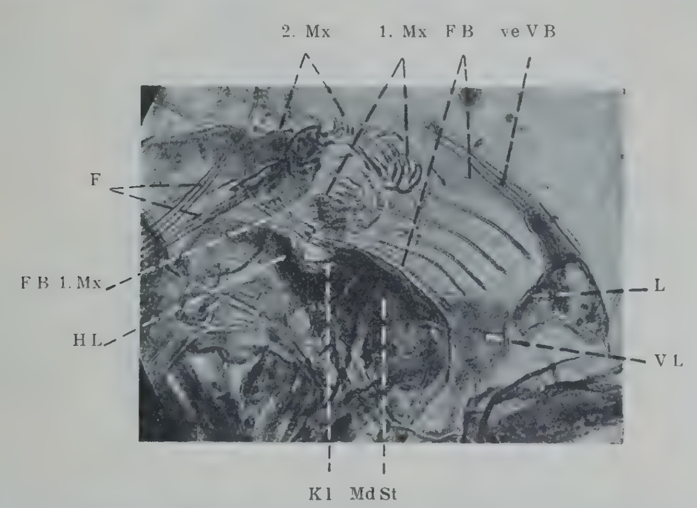


Fig. 11. Paramedialer Sagittalschnitt durch den Fangapparat, *F* Furcaborsten, *FB 1. Mx* „Filterborsten" der 1. Maxille, die den Auswurfsmechanismus bilden, *Kl* Zähne der Mandibelkaulade, *L* lappenartige Verbreiterung des vorletzten Gliedes des Mandibeltasters, *MdSt* Mandibelstiel, in dessen Verlaufsrichtung der Schnitt geführt ist, *VL* seitlicher, ganz oberflächlicher Anschnitt der Vorderlippe. Übrige Bezeichnungen wie früher. Mikrophotogramm, Vergrößerung 290mal.

lichen Abständen sich voneinander halten und von denen wir wissen, daß ihre Zwischenräume durch Filterhärchen verlegt sind. Weiter vorne ist ein kleiner, ungefähr dreieckiger Anschnitt der Seitenwand der Vorderlippe zu sehen und knapp davor die beiden distalen Glieder des Mandibeltasters, von denen der vorletzte die lappenartige, abdichtende Verbreiterung aufweist.

Fig. 12 gibt den an Fig. 11 anschließenden Schnitt wieder und stellt einen medianen Sagittalschnitt durch den Filterraum dar, der einen guten Überblick über dessen Ausdehnung gestattet. Vor allem sieht man, daß die Vorderlippe ungefähr in ihrer Mitte sattelförmig eingesenkt ist und so ihr Längsschnitt einen Umriß zeigt, der viel Ähnlichkeit mit der Ventralkontur eines Daphnienkopfes besitzt. Auch dieser Formgestaltung der Vorderlippe kann man eine gewisse

funktionelle Bedeutung nicht absprechen. Durch sie wird bewirkt, daß der Filterraum in seinem hinteren Abschnitte — und er ist der wirksame Abschnitt, in dem die Seitenwände durch die gerade gestreckten Filterborsten gebildet werden (siehe Fig. 2) — ziemlich hoch ist und so hier der Hauptfilterraum liegt. Vorne, wo sich die Vorderlippe emporwölbt, kommt sie mit dieser Wölbung den Ver-

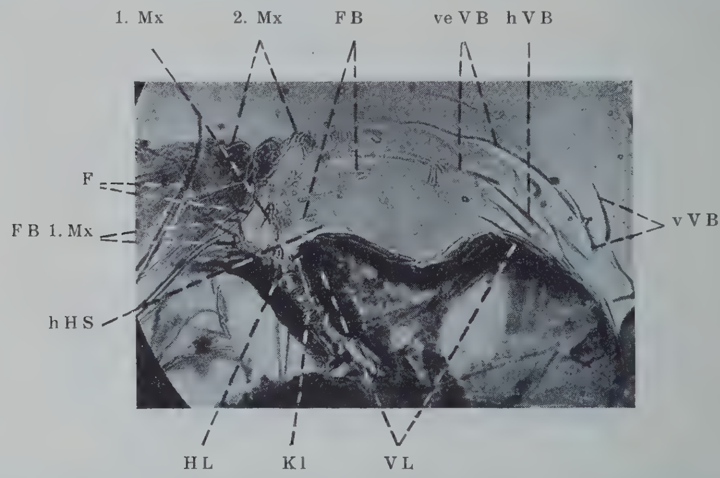


Fig. 12. An Fig. 11 anschließender medianer Sagittalschnitt. *F* Endborsten der Furca, *1. Mx* Borsten des hintersten Enditen der 1. Maxille; die Borstenanschnitte der übrigen Endite schließen sich in einem nach vorne oben gehenden Bogen an. Man übersieht in diesem Bilde sehr gut die Ausdehnung des Filterraumes. Übrige Bezeichnungen wie früher. Mikrophotogramm, Vergrößerung 290 mal.

schlußborsten des Mandibeltasters entgegen, die auch in diesem Bilde zu sehen sind, und es ist dies gleichzeitig der Bereich, an dem der vordere Haarsaum entwickelt ist. Diese vordere Aufwölbung der Vorderlippe ist also ebenfalls ein Organisationselement, das zum Verschlusse der vorderen Öffnung beiträgt. Es ist dies auch diejenige Stelle, an die sich die lappenartige vertikale Verbreiterung des vorletzten Gliedes des Mandibeltasters anlegt, wie ein Vergleich von Fig. 12 und 11 zeigt. Durch die hintere Absenkung der Vorderlippenfläche werden, wie ebenfalls ein Vergleich der beiden Abbildungen lehrt, die Filterborsten freiliegend und so für eine ungehinderte Filtriertätigkeit dienstbar. In Fig. 12 sind überdies ein paar der den oberen (ventralen) medianen Abschluß des Filterraumes durchführenden Borsten in etwas unscharfer Abbildung zu sehen, durch sie ist die Höhe des Filterraumes gegeben. Auf die Vorder-

lippe folgt der enge Spalt, der durch sie und die knapp sich anschließende Hinterlippe gebildet wird und in den die Mandibelkauladen hereingreifen, deren Zähne in Aufsicht im Bilde zu sehen sind. Von hinten her greift, über die Hinterlippe sich herüberlegend, in eine scharfe Kante auslaufend und so hoch lagernd, daß die Kante ins Höhenniveau der obersten (ventralsten) Borsten des Filterraumes zu liegen kommt, die 2. Maxille herein. Von Differenzierungen der Hinterlippe und der 2. Maxille wird der hintere Abschluß des Filterraumes gebildet, dessen Besprechung wir uns nun zuwenden wollen.

2. Der hintere Abschluß des Filterraumes.

Um uns über die Ausbildung der Hinterlippe Klarheit zu verschaffen, sei auf die Beschreibung eines Frontalschnittes eingegangen, der außer Anschnitten von Vorder- und Hinterlippe nur solche der Extremitäten zeigt, der also etwas ventral von der Bauchfläche des Tieres geführt ist (Fig. 13). Vorne median ist der Anschnitt der Vorderlippe zu sehen, dessen Umriß achterförmig ist. Von der Mandibel finden sich jederseits zwei Anschnitte, je einer vorne zu Seiten der Vorderlippe, sich ihr dicht anlegend, es sind die Mandibeltaster, und je einer hinten, schmal, langgestreckt, von der Seite her den hinteren Bogen der Vorderlippe umfassend und median zusammenstoßend, es sind die Stiele der Mandibelkauladen, die medial, dort wo sie zusammenstoßen, die Zähne tragen. Dem Bogen der Mandibelkauer genau folgend, ihm ebenfalls sich dicht anlegend, finden wir die Vorderwand der Hinterlippe. Der eigentliche Körper der Hinterlippe ist eine unpaare mediane Bildung, die, von ungefähr gleicher Breite wie die Vorderlippe, nach hinten entwickelt ist, in welcher Richtung er, ungefähr ein Fünfeck bildend, spitz ausläuft. Von diesem Hinterlippenkörper geht jederseits von der vorderen Ecke ein flügelförmiger Fortsatz aus, der sich im Bogen seitlich nach vorne erstreckt, dem hinteren Bogen der Vorderlippe in einigem Abstande parallel läuft und so einen bogenförmigen Spalt umschließt, in den die Mandibelkauer eingelagert erscheinen. Von den übrigen Extremitäten sehen wir in diesem Bilde zu beiden Seiten der Hinterlippe mächtige, fast kreisrunde, den ganzen übrigen Seitenraum einnehmende Anschnitte der 1. Maxillen. Auf der rechten Seite besonders ist auch ein Anschnitt des Exopoditen der 1. Maxille mit einigen Borstenquerschnitten gut zu sehen. Zu beiden Seiten der hinteren, spitz

zusammenlaufenden Konturen der Hinterlippe liegen je zwei Anschnitte von Extremitäten, je einer liegt mehr seitlich, ist langgestreckt rechteckig und verläuft von hinten seitlich nach vorne medial, wo er bis an die Mitte des Hinterlippenkörpers heranreicht.

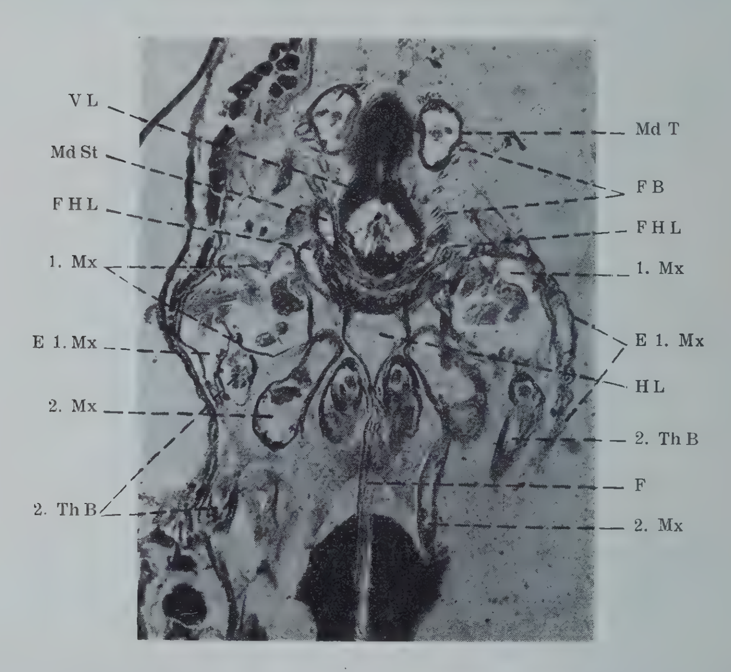


Fig. 13. Ventraler Frontalschnitt durch *Notodromas* im Niveau der Vorderlippe. *E 1. Mx* Exopodit der 1. Maxille, *F* Furca, *FB* Filterborsten, *FHL* Flügel der Hinterlippe (*HL*), *MdSt* Mandibelstiel, *MdT* Mandibeltaster, *1. Mx*, *2. Mx* 1. und 2. Maxille, *2. ThB* 2. Thorakalbein, *VL* Vorderlippe. Im Spalt zwischen Vorder- und Hinterlippe die Mandibelkauladen, im Winkel zwischen dem Anschnitte der 2. Maxille einerseits, der Furca und der Hinterlippe anderseits liegen beiderseits die Anschnitte der 1. Thorakalbeine. Mikrophotogramm, schwache Vergrößerung.

Es ist dies ein Schnitt durch das Basalglied der 2. Maxille, das, wie weiter oben ausgeführt wurde, von seiner hinten gelegenen Einlenkungsstelle nach vorne medial sich erstreckt und dabei nur leicht sich über die Bauchfläche des Tieres erhebt. Die mehr medial gelegenen, ovalen, nur bis an die hintere Kante der Hinterlippe heranreichenden Anschnitte gehören den 1. Thorakalbeinen zu. Überdies sind noch die Putzfüße in ihren peripheren Teilen getroffen, ihre Anschnitte liegen beiderseits zwischen dem „Körper“ und dem Exopoditen der 1. Maxillen.

Der Filterraum läuft natürlich über der Mundöffnung aus und hier muß durch Strukturelemente dafür gesorgt sein, daß der bei der Filtration im Filterraume zurückbleibende Filterrückstand nicht verloren geht, sondern der Mundöffnung zugeführt wird. Die Mundöffnung selbst liegt nicht im Niveau des Filterraumes, sondern tief versenkt, am Grunde des Spaltes, der von Vorder- und Hinterlippe in der oben beschriebenen Weise gebildet wird. Man kann diesen Lippenspalt, in den die Mandibelkauladen eingelagert sind, als „Mundvorraum" bezeichnen. Es gibt nun zwei Systeme von Einrichtungen, die den Filterrückstand aus dem Filterraume der Mundöffnung und damit dem Darmkanale zuführen: es ist dies erstens eine Kehr- und Zubringevorrichtung, die den zwischen den Filterkämmen liegenden Filterrückstand nach hinten zum Eingang in den Mundvorraum schafft. Sie wird von den Enditen der 1. Maxille gebildet. Zweitens ist eine Einrichtung vonnöten, die den am Eingange des Mundvorraumes angesammelten Filterrückstand durch den Mundvorraum, den Lippenspalt, in die Tiefe befördert; dazu dienen die Mandibelkauladen zusammen mit einigen Hilfsapparaturen, die von der Vorder- und von der Hinterlippe beigestellt werden. Beide diese Organisationssysteme arbeiten durch aktive Betätigungen, durch bestimmte Bewegungsvorgänge der diese Einrichtungen bildenden Organe, der 1. Maxille und der Mandibelkauladen. Sie sollen erst später besprochen werden. Überdies sind noch passiv wirkende Einrichtungen vorhanden, die es verhindern, daß der aus dem Filterraume nach hinten zum Eingange des Mundvorraumes beförderte Filterrückstand nicht darüber hinaus gerate und so verlorengehe. Diese Einrichtungen fasse ich zusammen unter der Bezeichnung „Hinterer Abschluß des Filterraumes", sie sollen an dieser Stelle besprochen werden.

Dazu gehört einmal eine von der Hinterlippe gebildete Struktur. Wie wir gehört haben, entsendet der Hinterlippenkörper nach beiden Seiten einen flügelförmigen, bogig verlaufenden Fortsatz, der den hinteren Bogen der Vorderlippe umfaßt (Fig. 13, *FHL*). Dieser „Hinterlippenbogen" trägt seine hintere Kante entlang eine Zeile von langen, steifen, dicht nebeneinander stehenden Chitinhaaren, die eher als schmale Streifen zu bezeichnen sind und in ihrer ganzen Längenausdehnung gleichbleibenden Durchmesser besitzen. Sie liegt sehr versteckt, von den Enditborsten der 1. Maxille und den Borsten der sogenannten Kaulade der 2. Maxille dicht überlagert, so daß sie

auch in Schnittpräparaten schwer festzustellen und noch schwerer photographisch festzuhalten ist. In den Fig. 14 und 15, die Zeichnungen von Sagittalschnitten wiedergeben, ist dieser „Hinterlippen-Haarsaum" dargestellt. Fig. 14 zeigt einen Medianschnitt. Man sieht die Vorderlippe der Länge nach getroffen, darauffolgend den Mund-

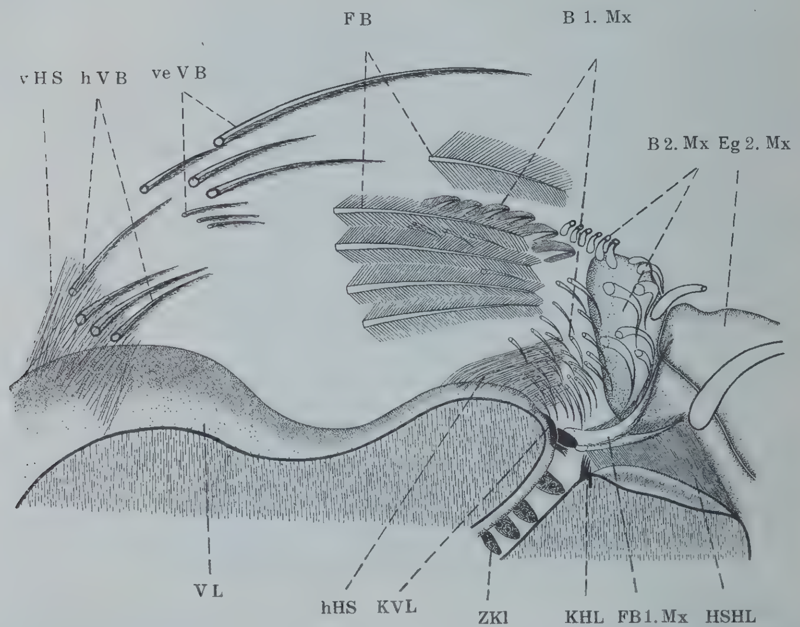


Fig. 14. Medianer Sagittalschnitt durch den Fangapparat. *B 1. Mx* Borsten der Endite der 1. Maxille, *B 2. Mx* Anschnitt des sog. Kaurandes des Basalgliedes der 2. Maxille mit seinen Borsten, *Eg 2. Mx* Endglied der 2. Maxille, *FB 1. Mx* Filterborsten der 1. Maxillen, die den Auswurfsmechanismus für überschüssiges Nahrungsmaterial bilden; *hHS* hinterer Haarsaum der Vorderlippe, *HSHL* Haarsaum der Hinterlippe, *KHL* bezahnter Kieferrand der Hinterlippe, *KVL* bezahnter Kieferrand der Vorderlippe. Übrige Bezeichnungen wie früher.

vorraum, in dem die Zähne der Mandibelkauladen liegen, und dahinter schließt sich die Hinterlippe an. Deren hintere Kante ist von den langen, schräg nach vorne gerichteten Haaren des Haarsaumes besetzt. Den lateral sich anschließenden Schnitt gibt Fig. 15 wieder. Hier ist der Stiel der Mandibelkaulade, zwischen Vorder- und Hinterlippe liegend, quer getroffen. Die Hinterlippe selbst ist hier nur mehr ein schmales Gebilde und greift mit einem zipfelförmigen Fortsatz zu Seiten der Vorderlippe nach vorne *(FHL)*. Auch hier setzt sich die ganze hintere Kante dieses Hinterlippenbogens entlang der Haarsaum fort. Um einen Begriff davon zu geben, wie sich

dieser Hinterlippenhaarsaum in den Schnittpräparaten präsentiert, seien hier zwei photographische Bilder gebracht. Fig. 16 bringt ein Photogramm eines Frontalschnittes, das mit einem REICHERT-Immersionsobjektiv 1 : 12 aufgenommen ist und die Umgebung des Einganges in den Mundvorraum wiedergibt. Links oben ist ein Anschnitt der Vorderlippe zu sehen, daran schließt sich der Spalt, in

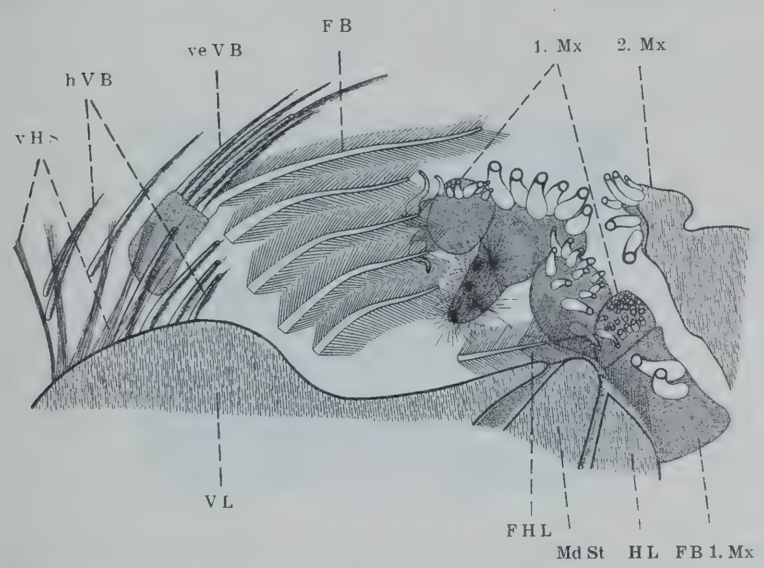


Fig. 15. Paramedianer Sagittalschnitt durch den Fangapparat, anschließend an Fig. 14. *FHL* Flügel der Hinterlippe mit Haarsaum, *1. Mx* die vier Endite der 1. Maxille mit ihren Borsten. Am 2. Enditen sind unten einige der Pinselborsten eingezeichnet. Die oberen großen Basalstücke von Borsten am 2. Enditen gehören den Fächerborsten zu. *FB 1. Mx* die Insertionsstelle der Filterborsten der 1. Maxille, die den Auswurfsmechanismus bilden. Übrige Bezeichnungen wie früher.

den die Mandibelkauladen hereingreifen, von denen die eine in der Mitte des Bildes gut zu sehen ist. In der linken unteren Ecke ist ein Teil des Hinterlippenkörpers zu sehen, von dem aus nach rechts zu der eine Hinterlippenbogen sich entwickelt und über die Mandibelkaulade nach vorne greift. Der an ihm entwickelte Haarsaum ist nur am vordersten Zipfel dieses Bogens gut zu sehen, an der Abgangsstelle des Bogens vom Hinterlippenkörper ebenfalls recht gut zu erkennen, in der Zwischenstrecke jedoch undeutlich, da hier die Endite der 1. Maxille darüberliegen. Es sei darauf aufmerksam gemacht, daß in der Abbildung auch zu beiden Seiten der Vorderlippe

die Enden einiger Filterborsten zu sehen sind und daß am Mundeingange, vor der Mitte der Hinterlippe, die hier, wie wir noch hören werden, bezahnt ist, ein Ballen herausfiltrierter Partikelchen liegt. Um die Vorstellung, die man sich von diesem Haarsaum zu machen hat, zu ergänzen, sei noch das Bild eines schrägen Querschnittes durch die Gegend über dem Mundvorraume gebracht. Er ist parallel zur Längsachse der Mandibelkaulade geführt (vgl. zur Orientierung Fig. 16), die man rechts unten im Bilde sieht (Fig. 17), und geht



Fig. 16. Frontalschnitt im Niveau des Einganges in den Mundvorraum. *FB* Filterborsten, *hHS* hinterer Haarsaum der Vorderlippe, *HSHL* Haarsaum am Flügel der Hinterlippe, *KHL* Kieferplatte der Hinterlippe, *KVL* Kieferrand der Vorderlippe, *NB* Nahrungsballen am Eingange in den Mundvorraum, *VL* Hinterende der Vorderlippe, *ZKl* Zahn der Mandibelkaulade. Mikrophotogramm, Aufnahme mit Reichert Immersion $^1/_{12}$, Vergrößerung 870 mal.

dann quer durch den Hinterlippenbogen hindurch, dessen Anschnitt links von den Kauzähnen zu sehen ist. Die rechts über der Kaulade abgebildeten Borsten gehören zur 1. Maxille, die daran links anschließenden, in einer Reihe dicht beisammenliegenden Borsten gehören zur 2. Maxille, ganz links ist die 2. Maxille der anderen Seite angeschnitten. Der Anschnitt der Hinterlippe zeigt deutlich zwei zum Haarsaume gehörige Haare, die infolge hier sich stauenden Nahrungsmateriales nach rückwärts gebogen erscheinen. Das durch den Haarsaum hier gestaute Material zieht in einem Strange in den Mundvorraum hinunter. Ich glaube, daß dieses Bild eindrucksvoll die Wirkung des Hinterlippenhaarsaumes demonstriert. Seine Aus-

bildung verhindert, daß das durch die Filtration eingesammelte Nahrungsmaterial über den Eingang des Mundvorraumes hinaus nach hinten befördert wird.

Daß es sich in diesem Haarsaume nicht um eigentliche Haare, sondern um striemenförmige, verhältnismäßig kräftige, lange, elastische Gebilde von gleichmäßig bleibendem Querschnitte handelt, sei an Hand eines Photogramms (Fig. 18) demonstriert. Diese Aufnahme ist nach einem mit Kalilauge behandelten Quetschpräparat

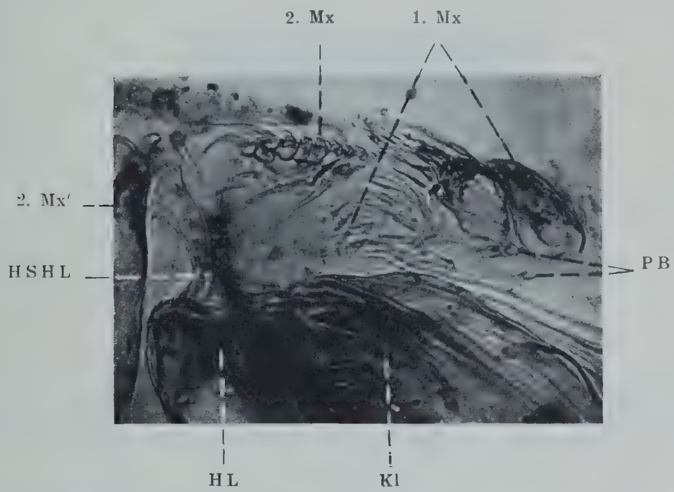


Fig. 17. Schräger Sagittalschnitt durch die Gegend des Einganges in den Mundvorraum. *HL* Hinterlippe. *HSHL* Hinterlippenhaarsaum, vor dem sich Nahrungsmaterial gestaut hat, *Kl* Zahnplatte der Mandibelkaulade, *1. Mx* Endite der 1. Maxille und ihre Borsten, *2. Mx* 2. Maxille der einen Seite, Aufsicht auf die Borsten, *2. Mx'* Anschnitt der 2. Maxille der anderen Seite, *PB* zwei Pinselborsten der 1. Maxille. Mikrophotogramm, Aufnahme mit Reichert Immersion $^{1}/_{12}$, Vergrößerung 870 mal.

von *Notodromas* bei Verwendung einer Reichert-Immersion 1 : 12 hergestellt, aus der der wiedergegebene Ausschnitt vergrößert wurde. Soweit ich die Ostrakodenliteratur überblicke, ist nirgends eines derartigen Haarsaumes Erwähnung getan. Es kann ja sein, daß er nur *Notodromas* als einer filtrierenden Form zukommt. Doch glaube ich eher, daß es sich um ein allgemein vorkommendes Strukturelement der Ostrakoden handelt, das nur infolge seiner Zartheit und versteckten Lage bisher übersehen worden ist. Doch besteht die Möglichkeit, daß diese Hinterlippenflügel mit ihrem Haarsaume den in der Ostrakodenliteratur erwähnten Paragnathen gleichzusetzen sind, die als beiderseits von der Mundöffnung gelegene, blattförmige,

reich beborstete Organe beschrieben werden. Darüber könnten nur genauere vergleichende Untersuchungen Aufschluß bringen.

Aber dieser Hinterlippenhaarsaum ist doch ziemlich niedrig im Verhältnis zur Höhe, die der Filterraum besitzt, und er genügt deshalb allein nicht, um einen Verlust von Nahrungsmaterial nach hinten hinaus vollständig hintanzuhalten. Um dies einzusehen, vergleiche man Fig. 19, die einen Querschnitt durch die Gegend des Mundvorraumes und der Hinterlippe gibt, mit Fig. 5 (S. 173), die

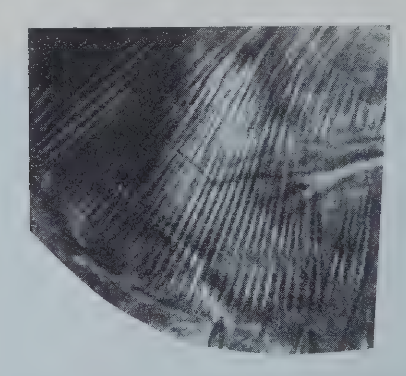


Fig. 18. Photogramm eines Abschnittes des bogenförmigen Hinterlippenhaarsaumes. Die Haare sind lang, steif, einzeilig gereiht und dicht aufeinanderfolgend, striemenartig. Teilvergrößerung aus einer Immersionsaufnahme eines mit Kalilauge vorbehandelten Quetschpräparates des Fangapparates.

den davor liegenden Querschnitt in einer Zeichnung festhält. In Fig. 5 ist der hintere Abschnitt des Filterraumes mit dem Hinterende der Vorderlippe dargestellt. Diese trägt einen „hinteren Haarsaum“ und kleine Zähnchen, von denen noch gesprochen werden wird. Zu beiden Seiten, außen von den Filterborsten, sind die Endite der 1. Maxillen zu sehen. Die Filterwände selbst sind ziemlich hoch. In Fig. 19 sehen wir auf die Vorderfläche der Hinterlippe. Medial ist die Hinterlippe wulstförmig erhoben, links sehen wir den einen Hinterlippenbogen abgehen, dessen Hinterrand mit dem Haarsaum besetzt ist. Rechts greift die eine Mandibelkaulade herein (die Lade der anderen Seite befindet sich im vorderen Schnitt und ist links in Fig. 5 in zartem Umriß angedeutet) und man sieht rechts von der Kaulade einen Anschnitt des Hinterlippenbogens der anderen Seite mit seinem Haarsaume, der um die Kaulade nach vorne greift. Aus Fig. 19 ist zu erkennen, daß der Hinterlippenhaarsaum, der aus zwei ungefähr einem Viertelkreise entsprechenden Bögen besteht, in

der Mitte unterbrochen ist und hier ergänzt wird durch die wulstförmige Emporragung, zu der sich die Hinterlippe median erhebt und die in der Mitte rinnenförmig vertieft ist. Aber weder der Haarsaum noch der Medianwulst der Hinterlippe erreichen eine solche Höhe, daß dadurch ein genügender hinterer Abschluß des Filterraumes gegeben ist.

Der ergänzende hintere Verschluß des Filterraumes wird durch die sogenannten Kauladen der 2. Maxillen gebildet. Die hier vor-

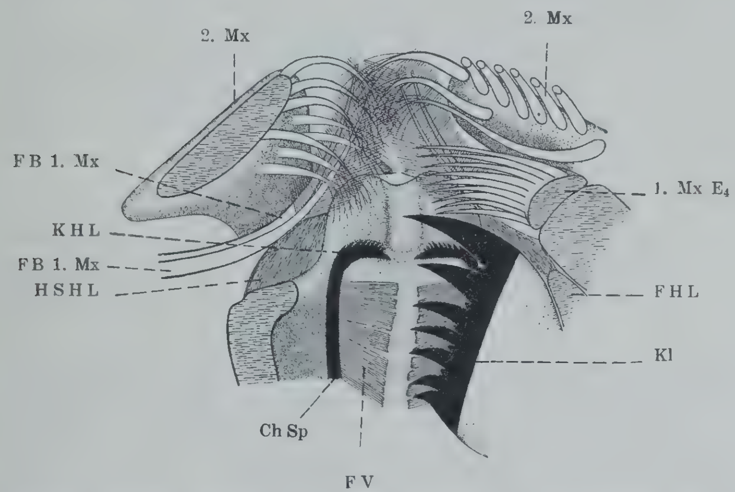


Fig. 19. Leicht schräger Querschnitt durch den Fangapparat, anschließend an den in Fig. 5. wiedergegebenen Querschnitt. *ChSp* an der Vorderwand der Hinterlippe ausgebildete Chitinspange, die den Fransenvorhang *(FV)* trägt und oben in die Kieferplatte der Hinterlippe *(KHL)* übergeht. *FB 1. Mx* Filterborsten der 1. Maxille, *1. Mx* E_4 4. Endit der 1. Maxille mit seiner reichen Borstenausstattung, *2. Mx* der Kaurand der 2. Maxillen mit den gekrümmten Borsten, die den hinteren Verschluß des Filterraumes bilden. Übrige Bezeichnungen wie früher.

liegenden Verhältnisse zeigen im Sagittalschnitte die Fig. 14 und 15 (S. 186 f.), im Querschnitte die Fig. 5 (S. 173) und 16. In Fig. 14 und 15 sehen wir, was wir schon bei Besprechung des Totopräparates erwähnt haben, daß das Basalglied an seinem Distalrande sich keilartig zuspitzt und dieser Distalrand selbst hoch über dem (stark ventral vom) Eingange in den Mundvorraum zu liegen kommt. Das Basalglied legt sich dabei über die Hinterlippe herüber und durch den Haarsaum der Hinterlippe wird der dichtende Zusammenschluß zwischen ihr und der 2. Maxille bewerkstelligt (Fig. 14). Die Höhe, in der der Distalrand über der Hinterlippe liegt, entspricht der Höhe des Filterraumes. Das ist gut zu ersehen aus Fig. 5, in der auf der

linken Seite ein Anschnitt des Distalrandes getroffen ist, der sich im Niveau der höchsten (ventralsten) Filterborste befindet. Der Distalrand trägt eine Reihe horizontal nebeneinander gestellter Borsten, die einen besonderen Bau aufweisen, wie wir ihn bei den Borsten von *Notodromas* bisher noch nicht angetroffen haben. Sie sind an der Basis keulig verdickt, verjüngen sich aber distal sehr stark und splittern hier in ein Büschel feinster Haare auf. Wir wollen solche Borsten, denen wir weiter noch öfter begegnen werden, als „Haarbüschelborsten“ oder „Pinselborsten“ bezeichnen. Sie stehen (Fig. 5, links, Fig. 19, rechts, Fig. 20) ungefähr horizontal, nach vorne medial gerichtet und greifen mit ihren aufgefaserten Enden über die obersten Filterborsten hinweg, damit einen dachförmigen Abschluß über dem hintersten Filterraum bildend, der es verhindert, daß der Filterrückstand hier hinaus verlorengehen könnte.

Aber damit ist der hintere Verschluß des Filterraumes noch nicht vollständig gegeben. Es klafft noch eine weite Lücke in der Mediane, in dem Zwischenraume zwischen den beiden Distalabschnitten der Basalglieder der 2. Maxillen. Unter der Horizontalreihe der eben besprochenen Borsten sitzt nun eine größere Anzahl von solchen Haarbüschelborsten, die jedoch derartig gekrümmt sind, daß sie diese Lücke verlegen. Fig. 19 und 20 (vgl. auch Fig. 14) zeigen einige dieser Borsten und lassen erkennen, daß sie die eigentümlichsten Krümmungen und Stellungen einnehmen, um die mediane Lücke so gut als möglich auszufüllen. Die einen sind hakenförmig gekrümmt, andere nur leicht gebogen, aber schräg gestellt, alle aber in der Weise gestaltet und gelagert, daß sie imstande sind, sich in die Lücke hereinzulegen und zu ihrem Abschlusse beitragen zu können. Es ist schwer, in einer Zeichnung die Form und Lage dieser Borsten so eindrucksvoll in bezug auf die Aufgabe, die ihnen offenbar zufällt, zur Darstellung zu bringen, als es die genauere mikroskopische Untersuchung des Schnittes in allen Details erweist. Um die gegebenen Zeichnungen doch wenigstens durch ein Photogramm zu belegen, das wohl die Mängel der Unschärfen, die Aufnahmen von so dicken Schnitten stets anhaftet, in hohem Maße zeigt, aber doch einigermaßen einen Einblick in die vorliegenden Verhältnisse gewährt, sei auf Fig. 21 verwiesen. Die zuletzt namhaft gemachten Borsten sitzen auf der Vorder- und der Medialfläche des Distalabschnittes der Basalglieder der 2. Maxillen und bewirken,

wie wohl verständlich sein wird, zusammen mit dem Haarsaumbogen der Hinterlippe und den dachförmig zusammentretenden Borsten des Distalrandes der 2. Maxillen einen hinreichenden hinteren Abschluß des Filterraumes. Überdies wird er noch ergänzt durch ein Büschel von Haaren, die an der medialen Ecke des Kaurandes der 2. Maxille ausgebildet sind und sich in den medianen Lückenraum hereinlegen (Fig. 20, *HB*).

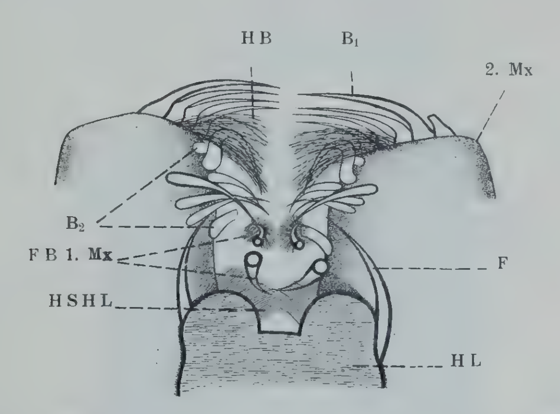


Fig. 20. Schräger Querschnitt im Niveau der Hinterlippe. Die Schnittebene liegt oben weiter vorne als unten. B_1 Borsten der 2. Maxille, die den hinteren ventralen Abschluß des Filterraumes bilden, B_2 Borsten und *HB* Haarbüschel, die den hinteren vertikalen Abschluß des Filterraumes bilden. Die Borsten sind hier nur in ihrem groben Umriß, ohne Details, gezeichnet. *F* die Endborsten der Furca, *FB 1. Mx* Filterborsten der 1. Maxillen. Übrige Bezeichnungen wie früher.

An dieser Stelle mag eine weitere Einrichtung besprochen werden, die im Fangapparate von *Notodromas* ausgebildet ist und der eine Sonderaufgabe zufällt, die in gewissem Zusammenhange mit dem eben erwähnten hinteren Verschlusse des Filterraumes steht. Es ist klar, daß ein solcher Filterapparat wahllos alles herausfiltriert und aufsammelt, was im Speisewasser an Schwebepartikelchen vorhanden ist, und daß es auch gelegentlich zu viel sein kann, so daß es nicht bewältigt zu werden vermag. Es muß deshalb als notwendig erscheinen, daß für einen solchen Fall die Möglichkeit besteht, den Überschuß an eingesammeltem Materiale zu entfernen. Dafür ist auf folgende Weise Vorsorge getroffen: Es handelt sich auch hier wieder um Borstenbildungen, die zu dieser Aufgabe herangezogen werden. Sie gehören aber zu einer Extremität, die ausgiebigere Bewegungsreaktionen ausführen kann als die 2. Maxille, nämlich zur 1. Maxille. Wie schon eingangs erwähnt, trägt die 1. Maxille 3 Endite und

überdies einen Taster, der aber ebenfalls enditenförmig ausgebildet ist. Überdies finden wir an ihr zwei lange Borsten, die proximal vom hintersten Enditen entspringen und strukturell vollkommen den Filterborsten der Mandibel gleichen (vgl. Fig. 1). Nun wissen wir aus früheren Erörterungen, daß der kaudale Endit der 2. Maxille sehr tief, und zwar ungefähr im Niveau des Einganges zum Mundvorraume sitzt. Die proximal von diesem Enditen abgehenden Borsten

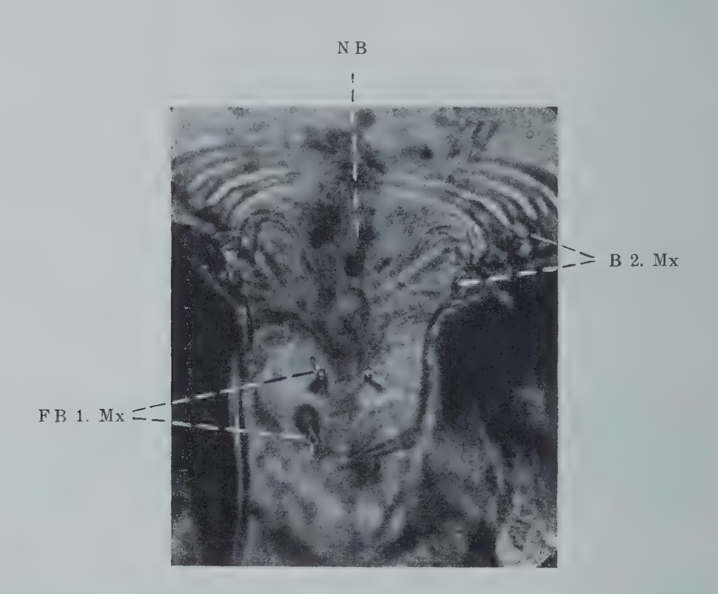


Fig. 21. Querschnitt durch die von den Borsten des sog. Kaurandes der 2. Maxillen gebildete hintere Verschlußwand des Filterraumes. *B 2. Mx* Verschlußborsten der 2. Maxille, *NB* vor der Verschlußwand gestauter Nahrungsballen, *FB 1. Mx* die 2 Paare „Filterborsten" der 1. Maxille, die in den Medianraum zwischen den 2. Maxillen hineinragen und den Auswurfsmechanismus für überschüssig aufgesammeltes Nahrungsmaterial bilden. Mikrophotogramm des in Fig. 20 gezeichneten Schnittes, Aufnahme mit Reichert Immersion $^1/_{12}$, Vergrößerung 870 mal.

verlaufen nach hinten, treten durch die zwischen den beiden Kauladen der 2. Maxillen vorhandene Lücke hindurch, indem sie zwischen dem Hinterlippenhaarsaume und den eben beschriebenen Verschlußborsten der 2. Maxillen durchstoßen und zwischen den 2. Maxillen weit nach hinten ragen. Eine Vorstellung der Lagerungsverhältnisse dieser zwei Paare von Borsten mag Fig. 22 vermitteln. Sie ist nach einem Frontalschnitte gezeichnet, zeigt vorne die tieferen Teile des Filterraumes, von der Hinterlippe nur den Umriß des

Körpers, unter Auslassung der Hinterlippenbögen, seitlich von dem Mundvorraume liegen die 3 Endite der 1. Maxillen (der Taster der 1. Maxillen, der höher liegt, ist im Schnitte nicht enthalten); die

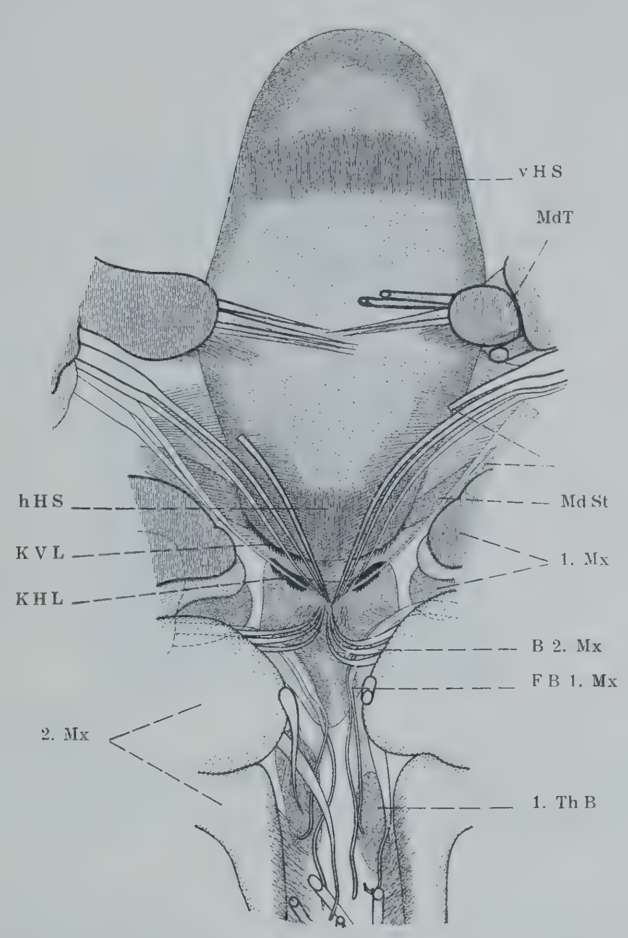


Fig. 22. Frontalschnitt durch den Fangapparat. *B 2. Mx* einige der Pinselborsten der 2. Maxille, die die hintere Verschlußwand des Filterraumes bilden, *F B 1. Mx* Filterborsten der 1. Maxille, *MdSt* oberflächlicher Anschnitt des Mandibelstieles, *MdT* Mandibeltaster mit einem Teile der hinteren Verschlußborsten und dem Haarsaume am vorletzten Gliede, *1. Mx* die Endite der 1. Maxille, ohne Borstenausstattung gezeichnet. Übrige Bezeichnung wie früher.

Endite sind nur im Umriß und ohne Borsten eingezeichnet. Unterhalb des 3. Enditen, der dicht punktiert ist, entspringen jederseits die beiden Borsten (FB 1. Mx). Hier ist die 1. Maxille von den Kau-

laden der 2. Maxille überlagert, von der ebenfalls nur wenige der Verschlußborsten dargestellt sind. Die besprochenen Borsten ziehen zuerst unterhalb (dorsal von) der Kaulade der 2. Maxille medialwärts, um dann nach hinten umzubiegen und sich weit in den medianen Zwischenraum zwischen den 2. Maxillen hineinzulegen. Fig. 14 zeigt

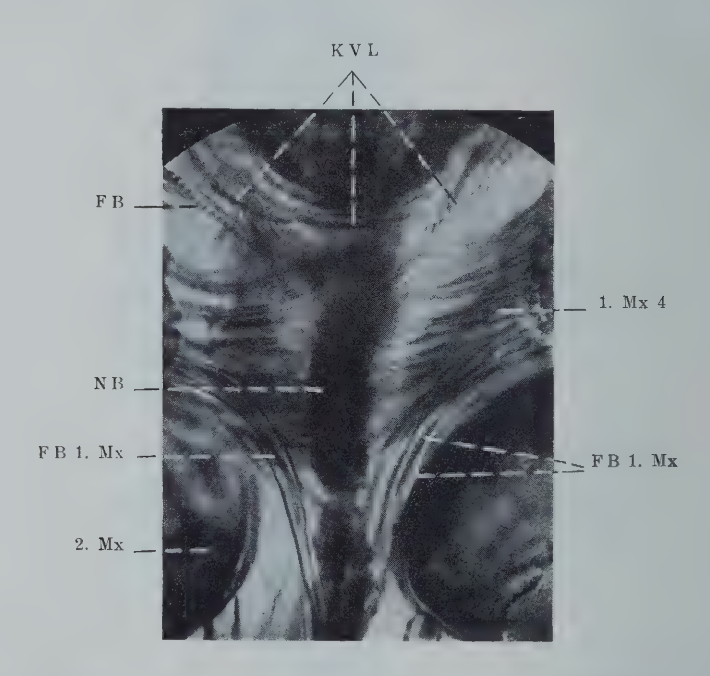


Fig. 23. Frontalschnitt durch die Gegend des Einganges in den Mundvorraum. *FB* Filterborste, *FB 1. Mx* die als Auswurfsmechanismus fungierenden zwei Paare Filterborsten der 1. Maxille, *KVL* Kieferrand der Vorderlippe, *1. Mx 4* die Borsten des letzten Enditen der 1. Maxille, zwischen denen ein Nahrungsballen festgehalten wird. Teilaufnahme mit Reichert Immersion $^1/_{12}$ eines Ausschnittes des in Fig. 9 photographierten Schnittes. Vergrößerung 870 mal.

diese zwei Borsten der einen Seite im Sagittalschnitte, Fig. 15 die Abgangsstelle von der 1. Maxille, Fig. 20 die beiden Paare in starker Verkürzung im Querschnitte; hier erkennt man gut ihre Durchtrittsstelle durch die hintere Verschlußwand des Filterraumes, die, wie gesagt, zwischen dem Hinterlippenhaarsaume und den von der 2. Maxille beigestellten Verschlußborsten sich befindet. Im in Fig. 21 wiedergegebenen Photogramme, das eine mit Immersion gemachte Mikroaufnahme des in Fig. 20 gezeichneten Schnittes ist, sind die zwei Borstenpaare gleichfalls zu sehen. Es ist offenbar und wird

auch durch die Fig. 20 deutlich, daß sie gleichfalls am hinteren Abschlusse des Filterraumes mitwirken. In Präparaten, in denen am Eingange zum Mundvorraume viel Material aufgesammelt ist, kann man sehen, daß ein Strang von zusammengebackenen, herausfiltrierten Partikelchen zwischen den beiden Borstenpaaren liegt, gleichsam von ihnen wie von zwei Handflächen festgehalten wird. Das ist sehr schön aus Fig. 23 ersichtlich. Oben im Bilde ist die Vorderlippe mit ihrer eigenartigen Bezahnung zu sehen, in der Mitte rechts und links ragen die Borsten des hinteren, 4. Enditen der 1. Maxille herein, unscharf gezeichnet, da sie höher liegen, und eine Masse Material zwischen sich haltend, unten sieht man die besprochenen Borsten um die medialen abgerundeten Ecken der Kauladen der 2. Maxillen sich herumlegen und weiteres, strangförmig zusammengebackenes Material umschließend. Es geht aus den Fig. 19 und 20 hervor, daß, wenn zuviel Material sich vor dem Eingange zum Mundvorraume aufstapelt, ein weiterer Einlagerungsplatz nur im weit nach hinten ragenden Zwischenraume zwischen diesen zwei Borstenpaaren vorhanden ist. Nun kann man aber bei Beobachtung des in Tätigkeit begriffenen Fangapparates von *Notodromas* gelegentlich bemerken, daß die 1. Maxillen im Gegensatze zu ihrer sonstigen rhythmischen Bewegung eine ruckartige Bewegung durchführen, bei der sie sich von der Bauchfläche des Tieres stärker abheben und wobei filtriertes Material nach oben hinaus (ventralwärts) entfernt wird. Es ist die Annahme außerordentlich wahrscheinlich, daß es sich dabei um das Material handelt, das sich zwischen diesen beiden Borstenpaaren aufgesammelt hat, und daß diese dazu dienen, über den Eingang zum Mundvorraume gelangtes Material festzuhalten und gelegentlich durch die besondere Bewegungsreaktion der 1. Maxille wegzuschaffen in einer solchen Weise, daß die Partikelchen in den durch den Schalenraum hindurchgehenden Wasserstrom gelangen und mit ihm entführt werden, ohne von der Wasserströmung nicht bestrichene Körperteile zu verschmutzen. Daß diese Borsten, wie Fig. 22 zeigt, so außerordentlich lang sind, hängt wohl damit zusammen, daß sie bei der ruckartigen Putzbewegung der 1. Maxillen nicht ganz aus ihrer Einlagerungsstelle herausgerissen werden mögen und, wenn die 1. Maxillen zu ihrer normalen Tätigkeit zurückkehren, sie auch wieder in ihre normale Position sich einlagern, wobei die langen, dünnen Enden dieser Borsten (Fig. 22) als Führung dienen können.

Diese zwei Borsten der 1. Maxille, die proximal vom hinteren Enditen abgehen, sind, wie schon erwähnt, dadurch auffällig, daß sie den gleichen strukturellen Bau besitzen wie die Filterborsten der Mandibel. Diese strukturelle Gleichheit hat meiner Meinung nach eine tiefere Bedeutung, wir werden später darauf zurückzukommen haben. Auch dem Basalglied der 2. Maxille sitzen distal am Medialrande einige längere Borsten auf (Fig. 22), die einen ähnlichen Verlauf besitzen wie die besprochenen der 1. Maxille, sie liegen, nach hinten gerichtet, im medianen Zwischenraume zwischen den 2. Maxillen. Doch kann ich nichts über eine besondere funktionelle Bedeutung dieser Borsten aussagen.

(Fortsetzung im nächsten Heft.)

Verleger: Emil Haim & Co., Wien, I., Maria-Theresien-Straße 10
Für den Inhalt verantwortlich: Prof. Dr. Otto Porsch, Wien, XVIII., Feistmantelstraße 4.
Druck W. Hamburger (verantwortl. Max Diettrich), Wien, VI., Mollardgasse 41.

Analyse der Fangapparate niederer Krebse auf Grund von Mikro-Zeitlupenaufnahmen.

II. Mitteilung.

Morphologie und Physiologie des Fangapparates eines Ostrakoden (Notodromas monacha). II.

Von

Otto Storch

(Graz).

Sonderabdruck aus

Biologia Generalis, Band IX, Lieferung 2

EMIL HAIM & Co.

Wien und Leipzig

1933

BIOLOGIA GENERALIS

Internationales

Archiv für die allgemeinen Fragen der Lebensforschung

erscheint in zwanglosen Lieferungen. Der Preis des Bandes beträgt M 84·—.

Das Archiv steht für alle Originalarbeiten aus dem Gebiete der *allgemeinen* Biologie in ihrer Dreiteilung als *allgemeiner* Gestaltungslehre (Morphologie), *allgemeiner* Leistungslehre (Physiologie) und *allgemeiner* Beziehungslehre (Oekologie) sowie deren *allgemeinpraktischer* Auswirkung (angewandte Biologie) mit Ausnahme rein metaphysischer Abhandlungen offen.

Beiträge sollen in der Regel nicht mehr als zwei Druckbogen umfassen und können in *deutscher, englischer, französischer* und *italienischer* Sprache abgefaßt sein. Manuskripte sind *ausnahmslos* an den Verlag

Emil Haim & Co.

Wien, I., Maria-Theresien-Straße 10

zu senden.

Das Autorenhonorar beträgt 30 Mark für den 16seitigen Druckbogen, doch werden höchstens $1^1/_2$ Druckbogen honoriert. Außerdem erhält jeder Autor kostenlos bis zu 50 Sonderabdrucke seiner Arbeit. Weitere Sonderabdrucke werden berechnet. Es empfiehlt sich, in diesem Fall vom Verlag einen Kostenvoranschlag zu verlangen.

Band IX, 1. Hälfte. *Lieferung 2.*

Inhalt:

(Aus der Biologischen Station Lunz am See, N.-Ö., und dem Zoologischen Institute der Universität Graz.)

Analyse der Fangapparate niederer Krebse auf Grund von Mikro-Zeitlupenaufnahmen.

II. Mitteilung.

Morphologie und Physiologie des Fangapparates eines Ostrakoden *(Notodromas monacha)*. II[1]).

Von

Otto Storch.

Mit 35 Textabbildungen.

(Eingelangt am 17. Februar 1932.)

Fortsetzung.

3. Die Kehr- und Zubringevorrichtung.

Es ist schon früher angedeutet worden, wie wir uns den Filtrationsvorgang durch die Filterkämme der Mandibeltaster vorzustellen haben. Die Mandibeltaster bewegen sich seitlich und dadurch treten die Filterkämme auseinander und nehmen ein größeres Wasserquantum zwischen sich auf. Daraufhin bewegen sie sich wieder einwärts, das zwischen den Filterkämmen befindliche Wasserquantum, dem in dieser Bewegungsphase das Entweichen durch den sich hierbei bildenden Verschluß der vorderen Öffnung des Filterraumes und durch den stets bestehenden hinteren Verschluß in diesen Richtungen verwehrt ist und dem durch die bei der Einwärtsbewegung auch bald sich zusammenlegenden obersten (ventralsten) Filterborsten ein ungehindertes Abströmen nach oben (in ventraler Richtung) unmöglich gemacht ist, kann nur dadurch auf den im Filterraume entstehenden höheren Druck reagieren, daß es, unter

[1]) Mit Unterstützung der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft.

Zurücklassung der in ihm enthaltenen Schwebepartikelchen, seitlich durch die Filterkämme abströmt. Es hilft bei Entstehung dieser quer orientierten Abströmungsrichtung der transversale Schlag der Mandibelexopoditen mit. Die Frage, die nun weiter zu beantworten ist, lautet: Wie gelangen die von den Filterkämmen zurückgehaltenen Partikelchen im Filterraume nach hinten und so über den Eingang zum Mundvorraume? Da die durch die sich nähernden Filterkämme entstehende Strömungsrichtung des im Filterraume eingeschlossenen Wassers im wesentlichen nach den beiden Seiten gerichtet ist, durch die Filterkämme nach außen geht, kann damit nur bewirkt werden, daß die Partikelchen an den Filterborsten liegen bleiben, es bleibt weiter noch festzustellen, wie sie von hier flott gemacht, zusammengeführt und über dem Eingange des Mundvorraumes zu einem für die Lippen erfaßbaren Nahrungsballen zusammengebacken werden. Dieser Aufgabe dient die Zubringevorrichtung, zu deren Besprechung nun übergegangen werden soll.

Doch sei noch folgende Überlegung vorausgeschickt: Die Filterborsten nehmen von der Basis gegen die Spitze zu an Querschnitt ab, werden dünner und damit biegsamer. Hinzu kommt, daß sie im proximalen Abschnitte gebogen sind, im peripheren Abschnitte dagegen geradegestreckt. Wenn die Filterkämme sich einander nähern und dadurch das zwischen ihnen befindliche Wasser unter Druck gerät, ist es selbstverständlich, daß auch die Filterborsten selber auf den von innen auf sie einwirkenden Druck reagieren. Dieser auf die Medialfläche der Borsten wirksame Druck wird zur Folge haben, daß die biegsamen peripheren Teile ihm leichter nachgeben als die gebogenen, dickeren, steiferen Teile. Sie werden demnach in ihren peripheren Teilen etwas auseinanderweichen, dadurch sozusagen Raum schaffen und so auch eine, wenn auch nicht übermäßig starke, von vorne nach hinten gerichtete Strömung innerhalb des Filterraumes entstehen lassen. Dadurch wird schon, wenn auch nicht in genügendem Grade, eine stärkere Ansammlung des Filterrückstandes im hinteren Bereiche des Filterraumes erreicht werden.

Die wirklich sichere und erfolgreiche Beförderung des Filterrückstandes zum Eingange in den Mundvorraum wird aber erst durch das Eingreifen der Zubringevorrichtung gewährleistet, die ganz eine Bildung der 1. Maxille ist. Die Strukturen, die dazu von den 1. Maxillen in Anspruch genommen werden, sind die uns schon bekannten Endite. Eine allgemeine Beschreibung der 1. Maxille haben

wir schon früher gegeben. Wir erinnern uns, daß sie drei Endite besitzt und vor diesen eine enditenartige Bildung vorhanden ist, die vergleichend-morphologisch als Taster angesprochen wird (Fig. 1 und 2). Alle diese Differenzierungen, die hier der Einfachheit halber als 4 Endite angesprochen werden mögen, sind mit Borsten ausgestattet. Die Endite liegen so, daß der vorderste (der Taster) hoch (am ventralsten) sitzt und die nachfolgenden je immer tiefer zu liegen kommen, so daß sie in einem Bogen angeordnet sind (Fig. 10, 11, 15). Unterhalb des (dorsal vom) 4. Enditen entspringen dann die zwei langen Filterborsten, die wir eben ausführlicher besprochen haben. Der vorderste Endit liegt dabei ungefähr im Niveau der obersten (ventralsten) Filterborsten, und zwar so weit nach vorne gelagert, daß er ungefähr in der Mitte ihrer Längserstreckung an sie herantritt. Der hinterste, 4. Endit dagegen liegt sehr tief (dorsal), so daß er im Niveau der Lippenoberflächen sich befindet, und zwar so weit hinten, daß er knapp über den Eingang in den Mundvorraum zu stehen kommt (Fig. 23). Alle diese Endite treten so nahe von der Seite her an die Filterkämme heran, daß ihre Borsten mit den Filterborsten in Berührung kommen oder sogar mit ihren Spitzen zwischen den Filterborsten hindurchtreten und ins Innere des Filterraumes hineinragen.

Von besonderer Wichtigkeit ist natürlich die spezielle Form der Borstenausstattung. Der vorderste Endit (der Taster) ist mit einer Reihe in einfacher Weise (wie die Verschlußborsten des Mandibeltasters) doppeltgefiederter, einwärts gerichteter Borsten besetzt (Fig. 4 rechts), die so hoch über der Vorderlippe liegen, daß sie für gewöhnlich über (ventral von) den obersten Filterborsten sich befinden. Diese Borsten der vordersten Endite greifen, wenn die 1. Maxillen sich stark nähern, ineinander und legen sich dabei wie ein flaches Dach über dem Filterraum zusammen. Sie sind nicht zum Zubehör der Zubringevorrichtung zuzurechnen, sondern bilden vielmehr einen weiteren Bestandteil der Vorrichtungen, die die Abdichtungen des Filterraumes zu sichern haben. Die Borsten des Endgliedes der Mandibeltaster, die sich median zwischen die obersten (ventralsten) Filterborsten hereinlegen und den oberen (ventralen), medianen Verschluß des Filterraumes bilden, besitzen, wie wir gehört haben, nicht die Länge der Filterborsten. Gleichsam in Bedacht auf diesen Umstand, um auch weiter hinten, wohin diese Borsten nicht reichen, den ventralen Verschluß des Filterraumes zu sichern oder

ihn doch zu vervollständigen, übergreifen diese Borsten des 1. Enditen der 1. Maxillen den Filterraum und tragen zu dessen Abdichtung bei.

Ganz anders sind die Borsten des 2. Enditen (des 1. echten) der 1. Maxille ihrem Feinbau nach beschaffen. Sie sind Bildungen ganz eigener Art, denen wir bisher bei *Notodromas* nicht begegnet sind. Es handelt sich in ihnen um besonders kräftige, nicht übermäßig lange Borsten, die sich in ihren basalen zwei Dritteln kaum ver-



Fig. 24. Zwei Fächerborsten des 2. Enditen der 1. Maxille. Vergrößerung nach einer Aufnahme mit Reichert Immersion $^1/_{12}$. Vergrößerung über 2000mal.

jüngen, um dann plötzlich in eine kegelförmige, einer Bleistiftspitze ähnliche Spitze auszulaufen. Entlang zwei gegenüberliegenden Linien dieser Kegelspitze gehen steife, leicht divergierend gestellte Haare aus, die in einer Ebene liegen und so dicht beisammen sitzen, daß es den Eindruck erweckt, als wären sie miteinander verklebt und bildeten zusammen eine, nach beiden Seiten sich erstreckende, durch dicke, leicht divergierende, fächerförmig verlaufende Leisten verstärkte, lamellenartige Verbreiterung der Kegelspitze, die die Achse dieses Fächers einnimmt (Fig. 14 und 24). Fig. 24 ist die Vergrößerung eines Photogrammes, das bei Immersion nach einem mit Kalilauge

behandelten Quetschpräparate aufgenommen ist und das, wie ich glaube, die eigentümliche Struktur dieser Borsten mit hinreichender Deutlichkeit zeigt. Für diese Borsten, die wir „Fächerborsten“ benennen wollen, ist es weiter charakteristisch, daß sie stets in einer Reihe ziemlich enge nebeneinander stehen, niemals in Unordnung angetroffen werden und daß dabei die Fächerlamellen der Nachbarborsten aneinanderstoßen, so daß von ihnen eine einheitliche Fläche gebildet wird. Diese Fächerborsten liegen stets ungefähr in der Höhe der obersten (ventralsten) Filterborsten.

Ich kann mir die Funktion dieser eigenartigen Borsten nur auf folgende Weise zurechtlegen: Sie haben ihre Lage am Endabschnitte der Filterborsten und reichen bis gegen den Eingang in den Mundvorraum (Fig. 14). Sie legen sich also an die Filterborsten von außen her dort an, wo diese am dünnsten und biegsamsten sind, aber gleichzeitig auch dort, wo schon verdichteter Filterrückstand, wie wir früher besprochen haben, sich ansammelt. Gerade hier ist eine Sicherung vor einem unrechtmäßigen Entweichen von Filterrauminhalt am nötigsten. Die Fächerborsten sind so in einer Reihe angeordnet, daß sie einen leichten, nach unten konkaven Bogen einnehmen, der über mindestens zwei übereinanderliegende Filterborsten greift (Fig. 14). Wenn wir annehmen — was noch näher zu besprechen sein wird —, daß die Endite der 1. Maxillen nach vorne und rückwärts geführt werden und bei der Vorbewegung die beiden Maxillen auseinandertreten, bei der Rückbewegung sich medialwärts nähern, so ist es sehr wahrscheinlich, daß die Fächerborsten bei der Rückbewegung sich an die obersten Filterborsten anlegen und diese median hereindrücken bis zu ihrem Zusammenschlusse und damit im hintersten Abschnitte einen verläßlichen ventralen Verschluß des Filterraumes bewerkstelligen. Wenn dem so ist, dann wird die Bauweise der Fächerborsten verständlich. Denn spitz zulaufende Borsten könnten dies nicht bewerkstelligen, da sie mit ihren Spitzen die Filterwand durchstoßen würden. Die lamellenförmig verbreiterten Borsten aber, die, eng gestellt, sich zu einer Platte zusammenschließen, sind dazu imstande, da sie sich nur von außen her an die Filterborsten anlegen und sie so einwärts pressen können.

Haben auch die eben besprochenen Borsten der 2. Enditen mit der Zubringevorrichtung direkt nichts zu tun, so doch die übrigen Enditenborsten der 2. Maxillen. Fast durchwegs handelt es sich in den noch zu besprechenden Borsten um diejenige Sorte, welche wir

Pinselborsten genannt haben, welche also gegen das Ende in eine größere Anzahl feinster Haare aufsplittern. Wir finden sie an folgenden Stellen ausgebildet. Vor allem in einigen Exemplaren an dem Enditen, der die Fächerborsten trägt, und zwar sitzen sie, nicht einreihig gestellt, sondern unregelmäßig verteilt, unterhalb der (dorsal von den) Fächerborsten (Fig. 15, 17). Weiter finden wir sie am

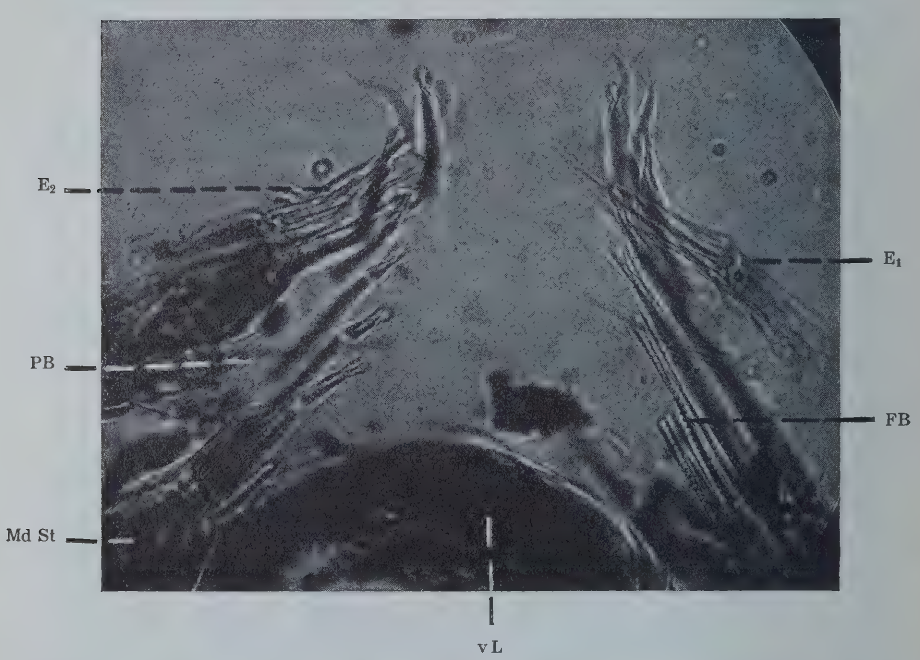


Fig. 25. Photogramm des in Fig. 4 gezeichneten Querschnittes. E_1 1. Endit (Taster) der 1. Maxille, E_2 2. Endit mit einer Reihe Fächerborsten, *PB* Pinselborsten des 2. Enditen, die mit ihren aufgefaserten Enden die Filterwand durchstoßen. Von den Filterborsten *(FB)* sind Teile der linken bei der Schnittführung abgebrochen worden. Mikrophotogramm, Vergrößerung 490mal.

3. Enditen, auch hier unregelmäßig gestellt und locker verteilt, und endlich am 4. Enditen, hier dicht beisammen und in reichlicher Anzahl, so daß sie hier eine Bürste bilden. Alle diese Borsten sind länger als die Fächerborsten und ragen zumindest medialwärts weiter vor, so daß sie, wenn sich die Fächerborsten an die Filterborsten anlegen, mit ihren Endteilen durch die Filterwand dringen und ins Innere des Filterraumes hineinragen (Fig. 4 und 5). Um auch hierfür dokumentarische Belege zu bringen, seien zwei Photogramme beigegeben. Fig. 25 zeigt den in Zeichnung Fig. 4 schematisch wieder-

gegebenen Querschnitt in photographischer Aufnahme. Man sieht links den 2. Enditen der 1. Maxille an die Filterborsten sich anlegen, oben, in Verkürzung gesehen, die Fächerborsten, die die Filterborsten berühren, darunter einige der Pinselborsten, die in feinste Haare aufgesplittert sind und durch die Filterwand in den Filterraum eindringen. Fig. 26 zeigt einen seitlich von der Mediane geführten Sagit-

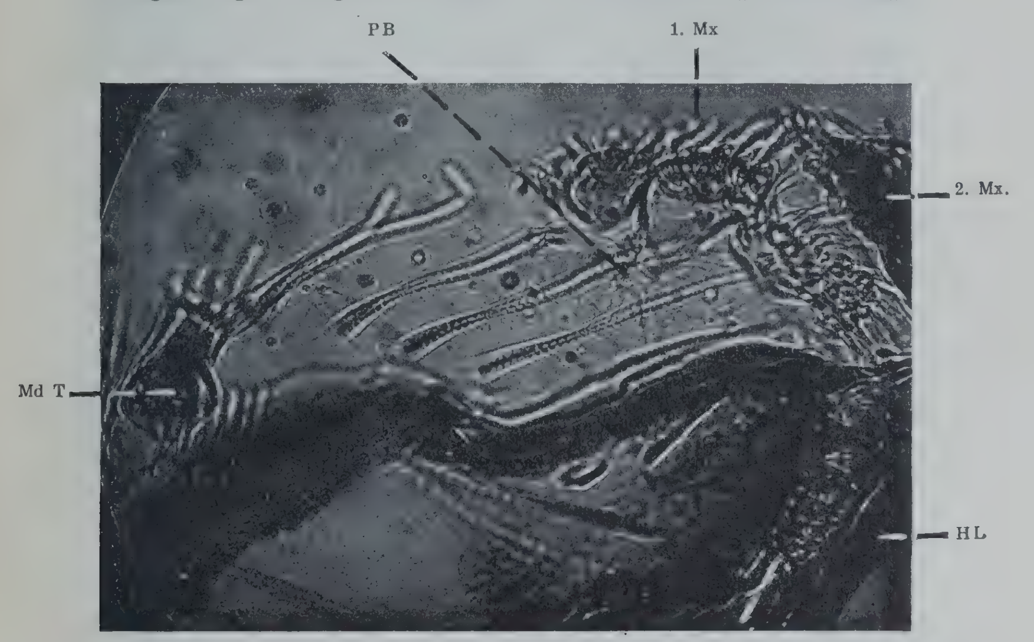


Fig. 26. Sagittalschnitt durch den Fangapparat. *PB* Pinselborsten des 2. Enditen in Aufsicht. Übrige Bezeichnungen wie früher. Mikrophotogramm, Vergrößerung 490mal.

talschnitt, man sieht die Vorderlippe und die Mandibelkauzähne, links den vorderen Verschluß des Filterraumes, Teile der Filterwand, endlich den ganzen Komplex der Endite der 1. Maxille und die „Kaulade" der 2. Maxille. Auch hier ist deutlich zu erkennen, wie die unterhalb der vorderen Enditen der 1. Maxille befindlichen Borsten in feine Haarbüschel sich auflösen. Es ist ohne weiteres verständlich, daß die besondere Form der Pinselborsten gerade hier am Platze ist und gute Dienste leistet. Denn ihre feinen Haarenden können ohne Schädigung die Filterwand durchstoßen, sie sind so fein, daß sie ohne weiteres die minimalen Zwischenräume zwischen den Filterhärchen durchsetzen, und so weich, daß sie dabei die, wie erwähnt, ziemlich kräftigen und starren Filterhärchen nicht in Unordnung

bringen können. Sie lösen dabei die bei der Druckfiltration sich an die Wände ansetzenden Partikelchen los und kehren sie bei der Rückwärtsbewegung der 1. Maxillen innerhalb des Filterraumes nach hinten.

Es ist hierbei auch die Lage der Enditen zur Filterwand von Bedeutung, die aus Fig. 26 klar hervorgeht. Während 1. und 2. Endit der 1. Maxille mit ihren horizontal gestellten Borstenreihen hoch sitzen, sich an die höchsten (ventralsten) Borsten des Filterraumes anlegen, sind die eigentlichen Zubringeborsten (die Pinselborsten des 2. Enditen und der ganze 3. und 4. Endit) tiefer (dorsaler) gelagert und besitzen so die Möglichkeit, mitten in den Filterraum hineinzuwirken. Vorne sind solche Borsten spärlicher vorhanden (die tieferen des 2. Enditen), wogegen sie weiter hinten dichter stehen und dabei immer tiefer rücken, bis endlich die Borsten des 4. Enditen ins Niveau der Vorderlippe gelangen und so unmittelbar den Bereich des Einganges in den Mundvorraum beherrschen. Das zeigt auch deutlich Fig. 23, in der das Hinterende der Vorderlippe und, rechts und links in der Mitte des Bildes, etwas unscharf gezeichnet, die dicht gestellten Borsten des 4. Enditen zu sehen sind, die sich direkt über dem Eingange des Mundvorraumes befinden, hier stark genähert stehen und, wie man sieht, reichlich Nahrungspartikelchen zwischen sich halten. Während die vorderen Borsten der Zubringevorrichtung, die des 2. und 3. Enditen, die Aufgabe haben, die Partikelchen innerhalb des Filterraumes nach hinten zu kehren, stehen die Borsten des 4. Enditen, wie man an Fig. 23 erkennt, unmittelbar am Ausgange des Filterraumes und nehmen hier die in diesem aufgesammelten Partikelchen zwischen sich. Dabei muß erwähnt werden, daß bei diesem Nachhintenschaffen der Nahrungspartikelchen noch eine Differenzierung der Vorderlippe mitwirkt. Es ist dies der hintere Haarsaum (*hHS*, Fig. 5, 12, 16, 22), dessen Haare schräg nach hinten gerichtet sind und die so verhindern, daß schon nach hinten beförderte Nahrungspartikelchen wieder im Filterraume nach vorne zurückweichen. An dem Eingang in den Mundvorraum angelangt, ist das Nahrungsmaterial nun bereit, von einem weiteren System von Vorrichtungen übernommen zu werden, das es durch den Mundvorraum empor zum Munde befördert, womit es dem Darmkanal übergeben wird. Die dieser Aufgabe dienenden Einrichtungen sollen nun noch besprochen werden.

4. Die Einrichtungen zur Nahrungsaufnahme.

Bei allen Tieren haben wir im Prozesse, wie sie sich mit Nahrung versorgen, zwei grundverschiedene Vorgänge zu unterscheiden, die bisher nicht auseinandergehalten wurden, obwohl dies zur Klärung des Problems der Ernährung der Tiere viel beitragen würde. Ich will dies hier nur kurz andeuten und behalte mir vor, bei anderer Gelegenheit darauf ausführlich zurückzukommen. Die Pflanzen leben in einer Nährlösung, werden von ihren Nahrungssubstanzen allseits umgriffen und, wenn diese aus der Umgebung der Pflanzenoberfläche in ihren Körper aufgenommen sind, werden sie von selber, ohne Zutun der Pflanze, durch einfache physikalische Vorgänge ersetzt und sind so stets zur Aufnahme bereitgestellt. Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den Tieren. Ihre Nahrung ist eine nur sporadisch gegebene, da und dort in der Umgebung des Tieres vorhandene, und es gibt keine vom Tiere unabhängigen, allgemein physikalischen Vorgänge, die diese Nahrungskörper an das Tier herantragen. Das Tier muß selbst dafür sorgen, daß es mit seinen Nahrungskörpern in Kontakt kommt. Diese erste Etappe bei der Nahrungsversorgung der Tiere, wodurch also die Nahrungssubstanzen irgendwie und irgendwo mit der Körperoberfläche der Tiere in Berührung gelangen, will ich als den „Nahrungserwerb“ der Tiere bezeichnen. Es gibt eine ganze Reihe verschiedener Arten, wie von den Tieren dieser Nahrungserwerb, dieses Kontaktgewinnen mit der Nahrung, durchgeführt wird. Ich will mich an dieser Stelle auf eine ausführliche Aufzählung und Charakterisierung der verschiedenen, im Tierreiche realisierten Möglichkeiten nicht einlassen, sondern nur zwei sich diametral entgegenstehende Arten des Nahrungserwerbes kurz kennzeichnen, da es zum besseren Verständnis des uns hier interessierenden Falles wesentlich beitragen wird. Bei sehr vielen Tieren spielt sich der Nahrungserwerb in der Weise ab, daß sie vom Vorhandensein einer Nahrung in ihrer Umgebung durch spezifische Sinnesorgane aufmerksam gemacht werden und daraufhin in gerichteter Bewegung sich ihr nähern, bis sie mit ihr in direktem Kontakt stehen. Als allgemeine Charakteristik dieser Form des Nahrungserwerbes sei hervorgehoben, daß es sich hierbei um ein gesetzmäßiges, für jede Tierart typisches Zusammenspiel von Sinnesorganen und von durch diese veranlaßten Bewegungsreaktionen handelt. Das für sie Wesentliche ist die wichtige und primäre Rolle, die dabei die Sinnesorgane einnehmen.

Ihr steht eine zweite Form des Nahrungserwerbes gegenüber, bei der die Rolle der Sinnesorgane, wenigstens als primären Veranlassers von Bewegungen, vollständig wegfällt. In der Organisation solcher Tiere sind Einrichtungen getroffen, durch die automatisch, ohne vorherige Signalisierung durch Sinnesorgane, ohne singuläre Bewegungsreaktionen, die im Einzelfalle von, vom speziell vorliegenden Nahrungskörper ausgehenden Reizen veranlaßt werden, Nahrungsmaterial mit der Körperoberfläche des Tieres in Berührung gebracht wird. In der besonderen, uns hier interessierenden Abart dieser Form des Nahrungserwerbes handelt es sich um Fangeinrichtungen, die, mehr oder weniger kompliziert gebaut, in fast ständiger rhythmischer Bewegung begriffen sind und vermöge ihrer Organisation die Fähigkeit besitzen, in ihrem Wirkungsbereiche befindliches Nahrungsmaterial einzusammeln und dem Tiere in einer solchen Form darzubieten, daß es in den Darmkanal aufgenommen werden kann. Solche Einrichtungen sind die Fangapparate niederer Krebse, wie sie bei Phyllopoden (Storch 1925, *Sida* Storch 1929 a, *Daphnia* Storch 1924, *Chydorus* Franke 1925, *Bosmina* Graf 1930), Copepoden (*Diaptomus*, Storch und Pfisterer 1925, Nauplien, Storch 1928) beschrieben worden sind und wie er auch bei *Notodromas* vorliegt. Das für sie Charakteristische ist das ständig in Tätigkeit Begriffensein dieser Apparaturen, das Unbeeinflußtsein der Arbeit dieser Einrichtungen vom Vorhandensein oder Fehlen von Nahrungskörpern, und überdies die Auslese, die durch solche Einrichtungen in bezug auf das Nahrungsmaterial getroffen wird, die niemals eine qualitative, sondern nur eine physikalische ist. Nur Körper einer bestimmten Größenordnung werden eingesammelt ohne Rücksicht auf ihren qualitativen Wert. Es ist wohl ersichtlich, daß der in der vorausgehenden Darstellung ausführlich beschriebene Mechanismus diesem Zwecke dient und als die eigentliche Nahrungserwerbseinrichtung bezeichnet werden darf.

Ein Zweites ist der Vorgang, wie die „erworbene“, mit dem Tierkörper in Kontakt gebrachte Nahrung ins Körperinnere, zur Mundöffnung und durch sie in den Darmkanal geschafft wird. Dieser Vorgang mag als „N a h r u n g s a u f n a h m e“ bezeichnet werden und ihn wollen wir nun noch bei *Notodromas* näher besprechen. Durch die bisher beschriebenen Einrichtungen sind in rhythmisch-automatischem Geschehen die im Speisewasser vorhandenen Partikelchen eingesammelt, verdichtet und, zu Ballen zusammengebacken, vor den

Eingang in den Mundvorraum geschafft worden. Hier wird das Nahrungsmaterial von einem System von Einrichtungen übernommen, das die eigentliche Nahrungsaufnahme zu besorgen hat. Für dieses System ist es charakteristisch, daß nun das automatisch-rhythmische Geschehen ersetzt wird durch gelegentliche Arbeitsweise. Erst wenn Nahrungsmaterial durch die Fangeinrichtungen vorgelegt wird, tritt dieses System in Tätigkeit.

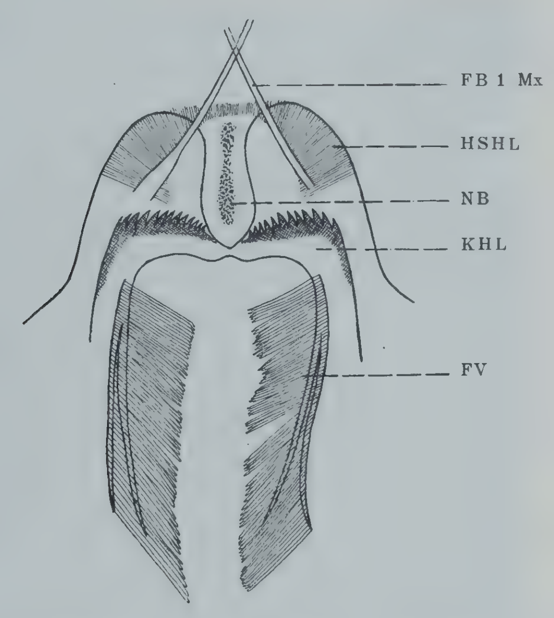


Fig. 27. Vorderfläche der Hinterlippe. ***FV*** **Fransenvorhang am Vertikalbalken der Kieferplatte** ***(KHL)*** **der Hinterlippe.** ***NB*** **Nahrungsballen in der medianen Ausnehmung der Hinterlippe. Übrige Bezeichnungen wie früher.**

Die hier namhaft zu machenden Einrichtungen werden wieder von verschiedenen Organen beigestellt. An deren Aufbau sind die Vorderlippe, die Hinterlippe und die Mandibelkauladen beteiligt. Die Vorderlippe sowohl als auch die Hinterlippe sind mit bezahnten Kauplatten versehen, die — beide Lippenbildungen sind mit Muskulatur versorgt (Claus 1892) — sich gegeneinanderlegen und so vor dem Eingange in den Mundvorraum liegendes Material packen und in den Mundvorraum hineinziehen können. Bei der Vorderlippe ist es eine chitinöse, kieferförmige Spange, die bogenförmig gestaltet und in der Mitte eingebuchtet ist. Median trägt sie eine Reihe zarter Zähnchen, zu beiden Seiten sind die Zähnchen wesentlich kräftiger

als in der Mitte (*KVL* Fig. 5, 14, 15, 22, 23, 29). An der Hinterlippe ist ebenfalls eine, mit kräftigen Zähnchen ausgestattete Kieferplatte vorhanden, die paarig entwickelt, median unterbrochen ist (Fig. 19, 22, 27—29). Diese beiden Kieferplatten der Hinterlippe sind seitlich umgebogen und gehen in einen vertikal gestellten, auf der Vorderseite der Hinterlippe liegenden, in den Mundvorraum tief hinein sich

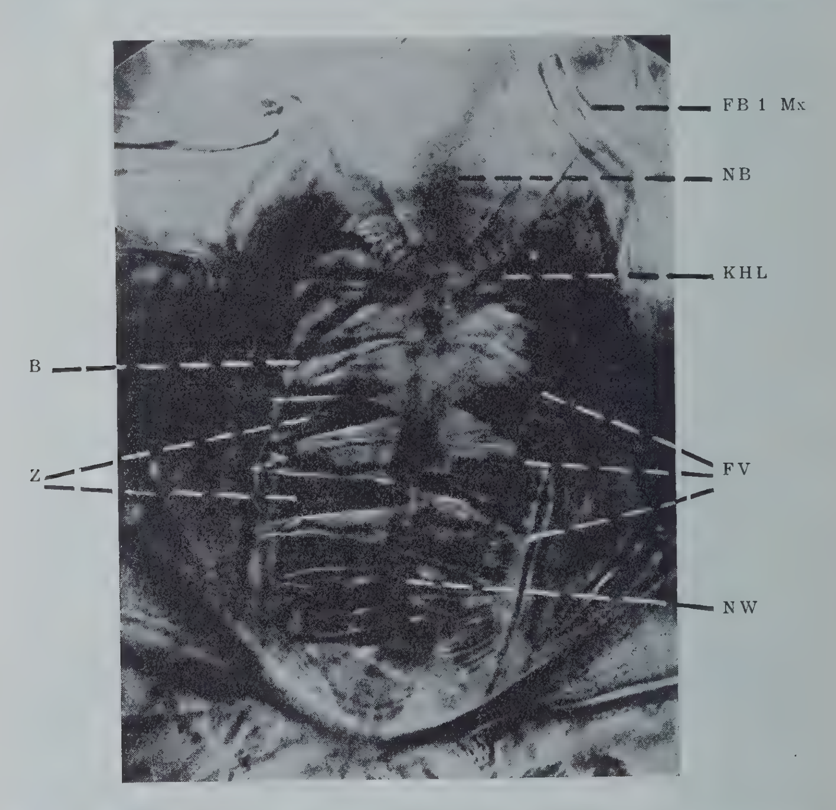


Fig. 28. Querschnitt durch den Mundvorraum mit Blick auf die Vorderfläche der Hinterlippe. *B* Borste in der Zahnlücke, *FV* in Büschel aufgelöster Fransenvorhang, die Büschel greifen in die Zahnlücken hinein; *NB* Nahrungsballen in der medianen Ausnehmung der Hinterlippe; *NW* Nahrungswurst in der Mediane zwischen den Zähnen (Z) der Mandibelkaulade. Übrige Bezeichnungen wie früher. Mikrophotogramm, Aufnahme mit Reichert Immersion $^1/_{12}$, Vergrößerung 870 mal.

erstreckenden Balken über, der sich bald in zwei Stäbe teilt. Diese vertikal stehenden Stangen sind beide mit Chitinfransen besetzt, die ganz dicht nebeneinander stehen und so eine Art Vorhang bilden, der beiderseits, gegen die Mitte gerichtet, in den Mundvorraum hereinhängt (Fig. 27, 28, 29). Diese chitinöse Bildung der Hinterlippe ist

schon lange bekannt und wurde zuerst von ZENKER (1854) als „rechenartiges Kauorgan", später von CLAUS (1892) als „Hypopharynx" und neuerdings wieder bei *Pionocypris vidua* von CANNON (1926) genauer beschrieben. Über die funktionelle Deutung herrscht

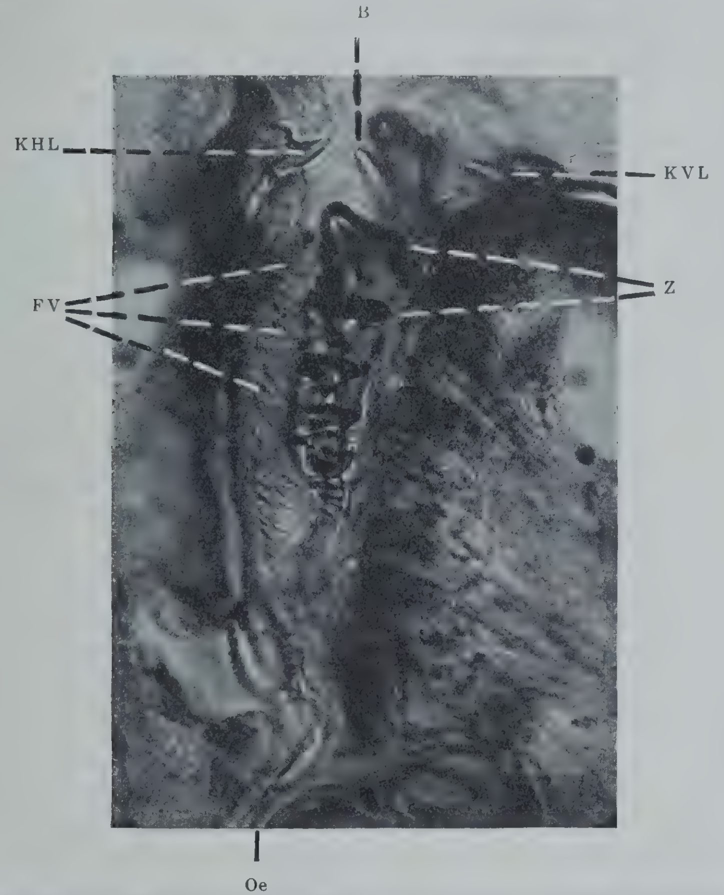


Fig. 29. Medianer Sagittalschnitt durch den Mundvorraum. *Oe* Oesophagus. Übrige Bezeichnungen wie in Fig. 28. Aufnahme mit Reichert Immersion $^{1}/_{12}$. Vergrößerung 870mal.

Uneinigkeit. ZENKER's Meinung ging dahin, daß die „Rechen", die von mir als paarig ausgebildeten Kieferplatten der Hinterlippe angesprochenen Organe, gegeneinander beweglich seien. „Die Zähne beider rechenartigen Organe sind einander zugekehrt und können ineinandergreifen" (S. 33). Seiner Auffassung schloß sich VÁVRA (1891) an und neuerdings tritt auch CANNON für diese Ansicht ein.

Er beschreibt eigene „food-rake muscles“, die die Aufgabe haben, die Rechen wie die Blätter einer gesägten Schere zusammenzubringen. CLAUS (1892) dagegen konnte keine eigene Muskulatur der Rechen feststellen und betont, daß sie in die Wand der Hinterlippe eingebettet liegen und Bewegungen nur indirekt durch Bewegungen der Hinterlippe ausführen können. Nach meinen Untersuchungen muß ich mich der Meinung von CLAUS anschließen, freilich kann ich das nur in bezug auf seine morphologischen Befunde, nicht auch in bezug auf die Deutung, die er über die Funktion dieses Organes gibt. Er sagt weiter (S. 32): „Ebensowenig wie die Zähne der Rechen haben die Zähnchen, welche am vorderen Teile eines jeden Seitenrandes der Oberlippe bis zu einem medianen von Härchen bekleideten Ausschnitt jener sich erheben (das ist unser Kieferrand der Vorderlippe, Fig. 22 und 23), eine direkte Beziehung zum Zerkleinern der Nahrung. Vielmehr dienen dieselben, wie ganz besonders die Rechen und die von den Stielen getragenen stärkeren Haarreihen (unsere Fransenvorhänge), als eine Art Reusenapparat, welcher den Eintritt größerer Nahrungskörper in die Vorhöhle des Mundes verhindert.“

Eine Vorrichtung zur Abhaltung größerer Nahrungskörper vom Eintritte in den Mundvorraum kann vor allem bei *Notodromas* nicht in Betracht kommen. Solche werden schon durch den nur geringfügig klaffenden vorderen Schalenspalt und durch die zumeist über den Fangapparat herübergelegten 2. Antennen am Eintritte in den Filterraum verhindert. Dagegen zeigt wohl Fig. 29 mit Deutlichkeit, daß die Kieferplatten der Vorder- und der Hinterlippe zueinander gehörige und zusammenarbeitende Organe darstellen. Ich glaube, daß Vorder- und Hinterlippe, die beide eine eigene Muskulatur und eine gewisse Beweglichkeit besitzen, sich mit ihren Kieferplatten heben und gegeneinander bewegen können und so Teile der über dem Eingange in den Mundvorraum aufgestapelten Nahrung zu fassen und in den Mundvorraum hereinzuziehen imstande sind, wo sie der Bearbeitung durch die Mandibelkauladen übergeben werden. Auf die funktionelle Bedeutung der Fransenvorhänge können wir erst eingehen, wenn wir die Mandibelkauladen besprochen haben.

Den Kaurand der Mandibelkaulade zeigt Fig. 28 in Flächenansicht (vgl. Fig. 19), Fig. 29 in Aufsicht. Man sieht, daß er sieben kräftige, spitz auslaufende Zähne trägt, zwischen denen ziemlich große Zahnlücken vorhanden sind. Der obere (ventrale) Zahn ist der kräftigste, die übrigen von abnehmender Größe, der dorsalste der

kleinste. Betrachtet man den Kaurand von der Medialseite her (Fig 29), so erkennt man, daß die Zähne Platten darstellen, die je drei Zahnhöcker tragen. Im inneren Winkel der Zahnlücken entspringt überdies noch (in Fig. 19 nicht eingezeichnet, in Fig. 28 in den zwei obersten Zahnlücken links erkennbar) ein nicht stark chitinisiertes, dick borstenförmiges Gebilde von Zahnlänge, das die Mitte der Zahnlücke einnimmt. Die Arbeitsweise der Mandibelkauladen ist leicht vorzustellen: Durch den Zubiß der Vorder- und Hinterlippenkauplatten wird Nahrungsmaterial in den Mundvorraum hereingeholt und dieses durch das Gegeneinanderarbeiten der Mandibelkauladen einer Zerkleinerung zugeführt und dabei in die Tiefe des Mundvorraumes geschafft. Die borstenförmigen, in den Zahnlücken stehenden Gebilde sorgen dabei dafür, daß das Nahrungsmaterial in der Mittellinie des Mundvorraumes liegt und so der Kautätigkeit der Zähne ausgesetzt bleibt. In Fig. 28 sieht man sehr schön, wie das Nahrungsmaterial, strangförmig angeordnet, in der Mittellinie des Mundvorraumes hinabzieht.

Es fragt sich nun noch, was für eine Bedeutung den Fransenvorhängen der Chitinbalken der Hinterlippe zukommt. Fig. 29 zeigt, daß sie schräg nach vorne gerichtet und dabei in einzelne Fransenbüschel aufgelöst sind, die in die Zahnlücken hineingreifen. Das gleiche erkennt man an Fig. 28, auf der rechten Seite, wo der Fransenvorhang in der Einstellungsebene liegt und hinreichend scharf abgebildet ist. Daß diese Gebilde als Reusenapparat dienen, der den Eintritt größerer Nahrungskörper in die Vorhöhle des Mundes verhindert, wie Claus das will, ist wohl aus den vorgenannten Gründen und nach ihrer Lage eine unhaltbare Annahme. Vielmehr scheint sich folgende Auffassung aus den topographischen Verhältnissen zu rechtfertigen. Wie das Claus schon erwähnt und die anatomische Untersuchung ergibt, sind die die Fransen tragenden Balken nicht selbständig beweglich, sondern können nur zusammen mit der ganzen Hinterlippe geringfügige Bewegungen durchführen, die vor allem dem zusammen mit der Vorderlippenkauplatte bewerkstelligten Zubisse der Hinterlippenkauplatte dienen. Eine gegenseitige Verschiebung können die Fransenvorhänge demnach nicht erleiden, sie sind unbeweglich an der Hinterlippenwand angebracht. Dagegen werden die Mandibelkauplatten gegeneinander bewegt. Es ist klar, daß dabei die in Bündel aufgelösten Fransenvorhänge, die sich in die Zahnlücken hineinlegen, in diesen hin und her gleiten müssen, wobei natürlich

die Zähne der bewegte Teil sind. Aus den topographischen Verhältnissen und den Bewegungsmöglichkeiten der hier in Betracht kommenden Organe läßt sich nur eine einzige Deutung der Funktion der Fransenvorhänge herauslesen. Sie wirken, um mich drastisch auszudrücken, als „automatische Zahnbürsten", denen die Aufgabe zufällt, die großen Zahnlücken vor einer Auffüllung durch Material zu schützen, wodurch die Mandibelkauladen für ihre Aufgabe unbrauchbar würden. Wir müssen bedenken, daß diese in einem engen Raume, der Mundvorhöhle, eingebettet liegen und keine übermäßige Bewegungsmöglichkeit besitzen. Bei dem ihnen allein dargebotenen Nahrungsmaterial, das aus kleinen Partikelchen besteht, wäre eine Verstopfung ihrer Kauränder und auch des engen Lippenspaltes bald gegeben, wenn nicht durch die früher beschriebenen „Zahnlückenborsten" und überdies durch die automatische Zahnbürste dafür gesorgt wäre, daß das Nahrungsmaterial stets der Wirkung der Kauzähne ausgesetzt bleibt und klaglos durch den Mundvorraum in den Oesophagus abtransportiert wird. Ich habe auch tatsächlich niemals, so viele Präparate ich auch durchgesehen habe, eine Verschmutzung der Zahnlücken bemerken können, sondern stets, wie auch in Abb. 27 zu sehen ist, das Nahrungsmaterial nur in Form eines Stranges zwischen den Zahnreihen liegend gefunden.

Cannon (1926) beschreibt bei Pionocypris vidua das Vorkommen einer Lippendrüse, die an der Hinterfläche der Vorderlippe im Niveau der Beißkante der Mandibel ausmündet, und hält es für wahrscheinlich, daß diese Drüsen ein schleimiges Sekret in die Mundregion ausscheiden, das die von den 1. Maxillen aufgesammelte Nahrung verklebt. Ich bin der Frage der Lippendrüse bei *Notodromas* nicht nachgegangen, doch ist ihr Vorhandensein bei unserer Form wahrscheinlich und die von Cannon ihr zugeschriebene Funktion einleuchtend.

IV. Funktionelle Analyse des Fangapparates auf Grund von Mikro-Zeitlupenaufnahmen.

Die bisher gegebene Darstellung des Fangapparates von *Notodromas* war eine vorzugsweise morphologisch-topographische, wenn dabei auch überall, soweit es einstweilen möglich war, auf die Funktion Bezug genommen wurde. Freilich war die topographische Beschreibung mit gewissen Schwierigkeiten verbunden, da es sich in dem Gebilde des Fangapparates nicht um ein in festem Rahmen gebautes Organ handelt, an dem die funktionell wichtigen Lagebezie-

hungen an konservierten Totopräparaten und an Schnitten ohne weiteres ersichtlich sind. Es ist ein solcher Fangapparat vielmehr ein sehr labil aufgebautes Organsystem, aus den verschiedensten Teilen morphologischer Einheiten zusammengesetzt, von denen die meisten eine ziemliche Beweglichkeit und Verschiebbarkeit besitzen und aus denen sich im Rhythmus der Betriebsbewegung momentweise das eine Mal dieses, im nächsten Augenblick jenes funktionelle System aufbaut. Bei der topographischen Beschreibung habe ich insbesondere diejenigen Lagebeziehungen der Einzelteile herangezogen, welche in der wichtigsten Phase der Fangapparattätigkeit bestehen, nämlich in der Filtrationsphase, in der sich der Filterraum aufbaut, die Filtration durchgeführt wird und in der in direktem Anschlusse daran der Filterrückstand zum Eingange in den Mundvorraum nach hinten gekehrt wird. Daß eine solche Zusammenlegung der Mandibeltaster erfolgt, daß deren Filterkämme sich zur Bildung eines Filterraumes zusammenschließen, kann man sehr wohl am lebenden Klemmpräparate trotz der großen Schnelligkeit, mit der sich die einzelnen Bestandteile des Fangapparates bewegen, erkennen. Man hat so die Gewähr, daß hierin die wichtigste Teilapparatur der Fangeinrichtung gegeben ist. Aber damit ist noch nicht alles bekannt, was zur Aufklärung des Getriebes des Fangapparates notwendig ist. Wenn man ihn an einem solchen Klemmpräparate in Tätigkeit beobachtet und sieht, was alles an Organteilen in rhythmischer Tätigkeit sich befindet und mit welch exakter Regelmäßigkeit sich die Bewegungen stets wiederholen, ahnt man, daß dieser spezielle Filterapparat nur einen Einbau in einen größeren, komplizierteren Mechanismus darstellt. Es steigt in einem das Verlangen auf, die Ganzheit dieser Einrichtung in ihrem Bewegungsgange erkennen und so ein umfassenderes Verständnis derselben sich verschaffen zu können. Aber das ist durch bloße Augenbeobachtung des bewegten mikroskopischen Bildes auch im Zusammenhalt mit einer eingehenden Kenntnis der morphologischen und topographischen Details nicht möglich.

Diesem wünschenswerten Ziele näher geführt hat mich der Umstand, daß es mir möglich geworden ist, eine Einrichtung für mikroskopische Zeitlupenaufnahmen zu schaffen (Storch 1929 b) und nach mehreren fehlgeratenen Versuchen eine hinreichend gute und auswertbare Aufnahme von *Notodromas* zu erreichen. Das war nicht leicht. Denn erstens verlangt eine solche Aufnahme eine außerordentlich starke Beleuchtung. Dies nicht so sehr, weil eine besonders starke

Vergrößerung nötig ist (die Aufnahme wurde mit Reichert Apochromat 8 mm, Komp. Ok. II gemacht), sondern weil das dunkle, stark pigmentierte Objekt sehr viel des durchgesandten Lichtes verschluckt. Bei meiner Mikrozeitlupeneinrichtung verwende ich eine Goerz-Bogenlampe mit verkupferten Goerz-Beck-Kohlen, die mit Strom bis zu 35 Ampère beschickt werden kann. Ein großer Vorteil dieser Lampe liegt darin, daß sie auch bei wesentlich schwächerer Stromstärke arbeitet. Bei den Vormanipulationen, vor allem beim Einstellen des Objektes im Bildkader und bei der Scharfeinstellung verwende ich nur schwache Stromstärken, 3 bis 5 Ampère, was den großen Vorteil hat, daß bei diesen oft längere Zeit in Anspruch nehmenden Manipulationen die Tiere nicht dem starken Lichte und der mit diesem verbundenen Wärme ausgesetzt bleiben. Erst im Momente, wo alles zur Aufnahme bereit ist, wird die volle Stromstärke eingeschaltet. Aber immer und immer wieder geschieht es, daß im Augenblicke, wo volles Licht eingeschaltet ist, *Notodromas* sofort alle Glieder von sich streckt und rasch abstirbt. So waren viele vergebliche Versuche nötig, bis es endlich gelang, manchmal auf ein Tier zu stoßen, das die starke Beleuchtung anstandslos und schadlos durch die wenigen Sekunden, die eine solche Aufnahme in Anspruch nimmt, ertragen hat.

Eine zweite Schwierigkeit bei solchen Aufnahmen liegt in der Scharfeinstellung. Denn da sich, wenn man im Bildausschnitte nur den Fangapparat vor sich hat, sozusagen alles bewegt, und zwar so rasch, daß keine Konturen, kein Organ scharf zu sehen ist, hat man keine Anhaltspunkte für die Einstellung. Dabei ist zu berücksichtigen, daß, wie wir ja im früheren Abschnitte gesehen haben, der Fangapparat sich sehr hoch aufbaut und es, wenn die Aufnahme lehrreich sein soll, notwendig ist, die Einstellungsebene so zu treffen, daß alle wesentlichen bewegten Teile des Fangapparates im Bilde erscheinen. Ist die Einstellung zu hoch oder zu tief, fällt Wesentliches aus der Abbildung heraus und man gewinnt keinen Überblick über die gesetzmäßige Zusammenarbeit der Einzelteile. Aber es ist nur ein Zufall, wenn man eine verwendbare Einstellung trifft! So ist man hier doppelt vom Glücke abhängig. Man muß zufällig auf ein Tier treffen, das die starke Beleuchtung erträgt, und wenn man von einem solchen Tiere eine Aufnahme macht, muß man zufällig auch die richtige Einstellung treffen. Trotz mehrfacher Versuche ist mir dies nur einmal geglückt. Aber diese Aufnahme zeigt alles Wichtige in wünschens-

werter Klarheit, sie allein dient der nachfolgenden Analyse zur Unterlage.

Diese Aufnahme ist mit einer Frequenz von ungefähr 120 Bildern in der Sekunde gemacht, und zwar noch mit dem ersten Kinoapparate, mit dem ich arbeitete, mit dem Hochfrequenzapparate der Askania-Werke, Berlin. Er besaß keine Einrichtung für Zeitregistrierung, so daß die Frequenz nur annäherungsweise, nach der Angabe des Tachometers, bestimmt werden konnte. In der Positivprojektion kann demnach die Tätigkeit des Fangapparates bei ungefähr $7^1/_2$facher Verlangsamung gezeigt werden. Verwendet wurde bei der Aufnahme eine Kreisblende mit einem Sektorausschnitte von 60^0, so daß die Expositionszeit der Einzelbilder zirka $^1/_{700}$ Sek. betrug. Die Dauer einer Schlagperiode des Fangapparates läßt sich mit ungefähr $^1/_6$ bis $^1/_7$ Sek. angeben, so daß also in einer Sekunde 6 bis 7 Schläge, in einer Minute 360 bis 420 Schläge erfolgen. Meine späteren Versuche, auch mit dem Rapidapparate GV der Firma Debrie, Paris, der eine genaue Zeitregistrierung besitzt, eine verwendbare Aufnahme zu erreichen, schlugen bislang fehl.

Diese Filmaufnahme, die der nachfolgenden Analyse zugrunde gelegt ist, bietet den Vorteil, daß alle wesentlichen, bei der Tätigkeit des Fangapparates bewegten Organe in den Filmbildern wenigstens soweit abgebildet sind, daß sich von jedem sein Bewegungsgang gut erkennen und so die zeitliche Zusammenarbeit der Einzelteile sich genau feststellen läßt. Als wichtigste bewegte Organe oder Organteile sind zu nennen: Der Mandibeltaster mit dem Filterkamme, der Exopodit des Mandibeltasters, die 1. Maxille mit ihren Kauladen (Enditen) und der Exopodit der 1. Maxille. Wie schon erwähnt, führt auch die 2. Maxille scheinbar regelmäßige aktive, rhythmische Bewegungen durch, aber sie haben nur einen geringen Ausschlag und, wie aus der morphologisch-topographischen Schilderung dieser Extremität hervorgegangen sein wird, können sie von keiner wesentlichen Bedeutung im Betriebe des Fangapparates sein. Es ist leider an Hand der Filmbilder der Bewegungsgang der 2. Maxillen nicht mit Sicherheit zu erkennen, die wichtigste Kontur, die Ränder der sogenannten Kauladen, verfließt vielfach mit der Abbildung der 1. Maxillen, so daß keine Ausmessungen über die Exkursionen dieser Extremität gemacht werden konnten. Nach Feststellungen am bewegten Fangapparate des Totopräparates durch Augenbeobachtungen scheint die sogenannte Kaulade der 2. Maxille vor- und zurückgeführt

zu werden, jedoch ist der Exkursionsweg ein so geringer, daß es einem nur als leichtes, zitterndes Vibrieren imponiert.

Das für eine funktionelle Analyse des Fangapparates notwendigste ist natürlich die Kenntnis der genauen Zeitabfolge der Bewegungen der Einzelteile. In Fig. 30 sind 8 Vergrößerungen von

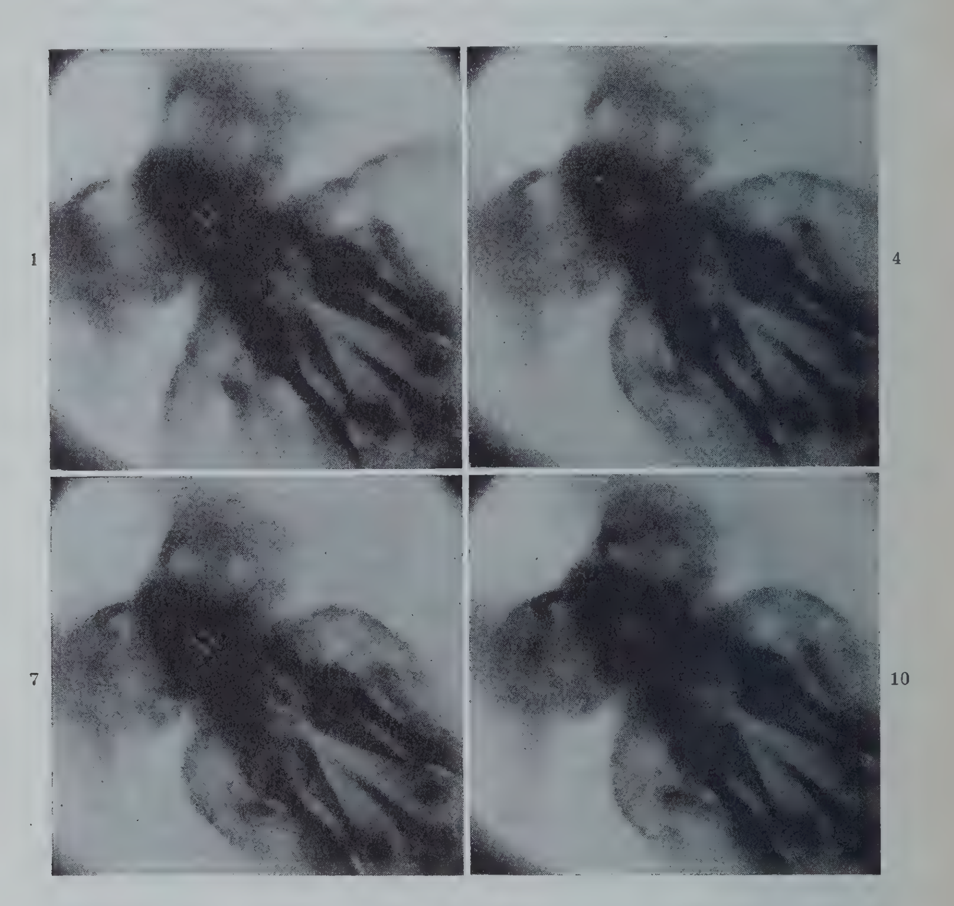


Fig. 30. Vergrößerungen aus einer Zeitlupenaufnahme des Fangapparates von *Notodromas* zwei ausgelassen. Sie stellen etwas mehr als eine Schlagperiode dar. Frequenz ca. 120 Bilder 8 mm

Filmbildern wiedergegeben, die etwas mehr als eine Schlagperiode des Fangapparates darstellen. Es sind im Filme aufeinanderfolgende Bilder, doch ist unter Auslassung von je zwei nur immer das 3. Bild dargestellt. Unter Zusammenhalt mit Fig. 2 werden die Bilder leicht zu verstehen sein. Es sind die Vorderlippe (die vier hellen Punkte

auf ihr sind pigmentfreie Stellen) und die Hinterlippe, weiter die Mandibeltaster mit den Borstenkämmen und den Exopoditen, die 1. Maxillen mit ihren mächtigen Exopoditen, die 2. Maxillen, die 1. Thorakalbeine, die Putzfüße und die Furca gut zu erkennen. Wie



monacha nach einem Klemmpräparate. Im Filme aufeinanderfolgende Bilder, doch sind stets in der Sekunde, Expositionszeit der Einzelbilder ca. $^{1}/_{700}$ Sekunde. Reichert Apochromat Komp. Ok. II.

man sieht, entspricht die in Bild 19 dargestellte Bewegungsphase ungefähr der in Bild 1 dargestellten und Bild 22 dem Bilde 4. Während von den für uns wichtigen Teilen der Mandibeltaster und die 1. Maxille mit ihrem Exopoditen sehr deutlich sich abbilden, ist der schon an sich zarte Exopodit der Mandibel in den Filmbildern nur

leicht angedeutet, aber doch bei genauerer Betrachtung in Umriß und Lage recht gut zu erkennen.

Wenden wir uns nun der Beschreibung des Ablaufes der Bewegung der einzelnen Fangapparatbestandteile zu. Zur bequemeren Übersicht ist in Fig. 31 der Bewegungsgang der einzelnen Teile in Tabellenform für zwei Schlagperioden dargestellt. Eine Schlagperiode nimmt 18 aufeinanderfolgende Filmbilder in Anspruch. Beginnen wir mit den Mandibeltastern. In Bild 1 der Fig. 30 finden wir sie in extremer Spreizstellung, die Mandibeltaster sind hier extrem offen, ziemlich große Teile der Filterkämme liegen seitlich von der Vorderlippe und sind deshalb gut abgebildet. Von den Filterborsten selbst sind nur einige im Filmbilde zur Darstellung gekommen. Wir wissen ja, daß die Filterborsten schräg übereinander liegen, damit hängt es zusammen, daß nur ein Teil derselben in der Einstellungsebene liegt und so zur Abbildung gelangt. In Bild 13 finden wir die Mandibeltaster in extremer Zusammenlegung, sie haben sich so stark einander genähert, daß selbst das ganze fingerförmige Endglied über die Vorderlippe zu liegen kommt. Auch die Filterkämme liegen fast zur Gänze über der Vorderlippe, es ist dies jenes Stadium, von dem im morphologisch-topographischen Teile des öfteren die Rede war: Hier haben sich die beiden Filterkämme bis zum Zusammenschlusse zusammengelegt, in dieser Phase ist der Filterraum aufgebaut. Die Vorderlippe bildet (in der vorliegenden Ansicht) den Boden, die beiden Kämme die dachförmig zusammenschließenden Seitenwände des Filterraumes. Die verschiedenen Differenzierungen, die wir als Bestandteile des vorderen Verschlusses des Filterraumes kennengelernt haben, treten hier in dieser ihrer Funktion in Tätigkeit und bewirken, daß der Filterraum vorne, vorne oben und vorne seitlich abgedichtet wird. Wie man aus den Bildern 1—13 der Fig. 30 gut ersehen kann, beschreiben die Endteile der Mandibeltaster bei ihrer Schließbewegung ungefähr einen Viertelkreisbogen. Wenn es auch in den Filmbildern nicht zu erkennen ist, ist doch leicht zu erschließen, daß dabei die Enden der Filterborsten weit nach hinten verschoben werden und bis über den Eingang in den Mundvorraum reichen. Dann liegt natürlich die hintere Öffnung des Filterraumes über dem Eingange in den Mundvorraum und direkt anschließend an diese finden sich die verschiedenen Einrichtungen, die wir als Bestandteile des hinteren Verschlusses des Filterraumes kennengelernt haben und die seine hintere Abdichtung bewerkstelligen. In Fig. 32, *1*, ist schemati-

siert in einfacher Umrißzeichnung die Lage der Mandibeltaster mit ihren Filterkämmen in dieser extremen Näherungsstellung dargestellt und Lage und Ausdehnung des Filterraumes erkennbar.

Auf diese Adduktion der Mandibeltaster mit dem dabei vor sich gehenden Aufbau des Filterraumes folgt die Abduktion, bei der es zum Zusammenbruche des Filterraumes kommt. Wie aus Fig. 30 und insbesondere aus der Tabelle der Fig. 31 hervorgeht, dauert die Adduktion wesentlich länger als die Abduktion. Während jene einen Zeitraum von mehr als 10 Bildern in Anspruch nimmt, erfolgt die Abduktion innerhalb eines Zeitraumes von ungefähr vier aufein-

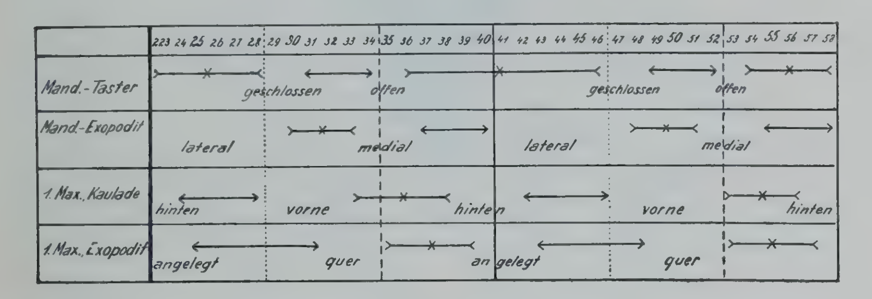
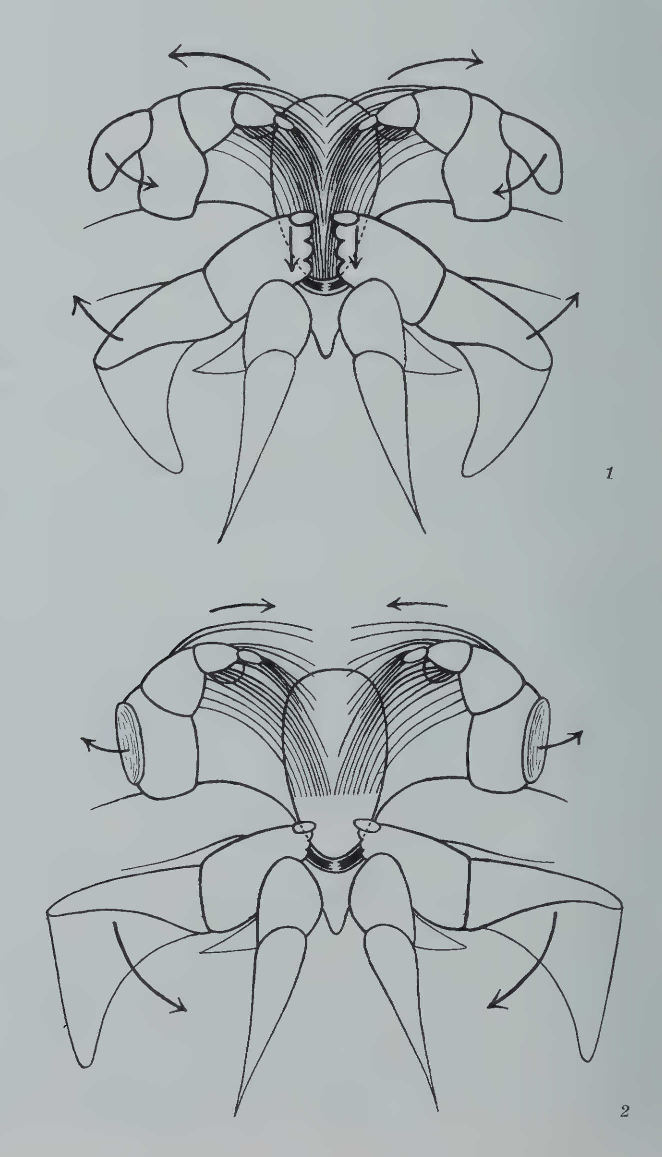


Fig. 31. Schema des Bewegungsganges der wichtigsten Komponenten des Fangapparates von *Notodromas monacha* im Verlaufe von zwei Schlagperioden. Die Zahlen über den Vertikalkolonnen sind die Nummern der Bilder des Negativs, die aufeinanderfolgend numeriert sind. Von Bild zu Bild ist ein Zeitraum von $^1/_{120}$ Sekunde verstrichen.

anderfolgenden Filmbildern. Man beachte an der Hand der Fig. 30, wie rasch die Öffnung vor sich geht. Sie spielt sich im wesentlichen in der zwischen der Aufnahme der Filmbilder 13 und 19 abgelaufenen Zeitspanne ab. Die Schließbewegung dagegen nimmt den Zeitraum von Filmbild 1 bis 13 in Anspruch. Die Adduktion dauert also fast dreimal so lange als die Abduktion. Die Öffnung ist ein plötzlicher, ruckartiger Vorgang, das Schließen ein verhältnismäßig langsamer. Das ist funktionell verständlich. Die Abduktion ist vergleichbar dem Auseinandertreten zweier zu einem Hohlkörper sich ergänzender hohler Schalen. Durch die Lagerung der Filterkämme, die in ihren basalen, starreren Partien in der Richtung der Öffnungsbewegung liegen, ist es gegeben, daß sie in dieser Bewegungsphase einen geringen Widerstand dem Wasser darbieten. Das gleiche gilt für die verschiedenen Verschlußborsten, die am Mandibeltaster ausgebildet sind. Dazu kommt, daß, wie wir gehört haben, die Filterhärchen der Kamm-

borsten schräg medialwärts gerichtet sind. Auch sie werden dem Wasser bei der Öffnungsbewegung der Mandibeltaster keinen großen Widerstand darbieten, da sie, soweit sie sich dem Wasserstrome entgegenstellen (an den peripheren Teilen der Filterborsten), in der Lage sind, ihren firstförmigen Zusammenschluß über den Borstenzwischenräumen aufzugeben und so dem Wasser eine Passage zu erlauben.



Ganz anders liegen die Verhältnisse bei der Schließbewegung der Mandibeltaster. Hier liegen die freien, peripheren, biegsamen Teile der Filterborsten quer zur Bewegungsrichtung der Mandibeltaster (siehe Fig. 32, *2*). Sie werden sich als eine geschlossene, dichte Fläche dem Wasser entgegenstellen, da sich in dieser Bewegungsphase die Filterhärchen über den Borstenzwischenräumen firstartig zusammenlegen. Dazu kommt, daß dieser am freien Ende der Filterkämme auf-

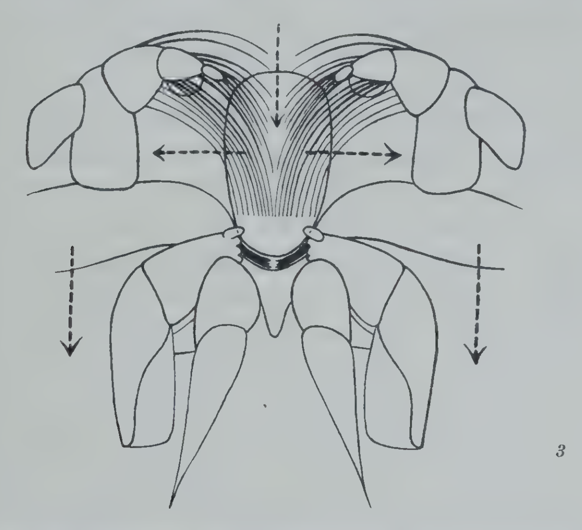


Fig. 32. Schema des Bewegungsganges des Fangapparates von *Notodromas monacha*. 1 Mandibeltaster extrem genähert, Filterraum aufgebaut. 2 Mandibeltaster extrem geöffnet. 3 Mandibeltaster in Schließbewegung begriffen. Die ausgezogenen Pfeile in 1 und 2 geben die auf das dargestellte Stadium anschließenden Bewegungen an, die gestrichelten Pfeile in 3 die in diesem Bewegungstadium erzeugten Wasserströmungen.

tretende starke Widerstand die Filterborsten basal etwas abbiegen wird, so daß sie sich in längerer Erstreckung quer zur Bewegungsrichtung stellen werden und sich so während der Einwärtsbewegung der Widerstand der Filterkämme vergrößert. Überdies besitzen die verschiedenen Verschlußborsten, die an den drei distalen Gliedern der Mandibeltaster ausgebildet sind, einen derart divergierenden Verlauf, daß auch sie bei der Schließbewegung sich noch stärker spreizen und so einen erhöhten Widerstand dem Wasser entgegensetzen werden (Fig. 32, *2*). Sie werden wie Schaufeln wirksam werden, die das Wasser in Bewegung setzen und von vorne nach innen in den Filterraum schöpfen werden. Bei stärkerer Näherung der Mandibeltaster (Fig. 32, *3*) beginnen sich überdies die vorderen Verschlüsse des Filterraumes aufzubauen, die zwischen den Filterkämmen liegende

Wassermasse wird dichtend eingeschlossen und gerät dadurch unter erhöhten Druck. Sie kann diesem im wesentlichen nur dadurch begegnen, daß das Wasser durch die Filterkämme hindurchtritt; damit setzt also die Druckfiltration ein. Kurz zusammengefaßt, können wir also sagen, daß bei der Schließbewegung der Mandibeltaster ein größeres Wasserquantum von diesen erfaßt und nach hinten zu, in Richtung des sich bildenden Filterraumes, in Bewegung versetzt, später in diesen eingeschlossen und einer Druckfiltration unterzogen wird. Es ist klar, daß damit eine beträchtliche Arbeit geleistet wird. Darum ist es leicht zu verstehen, daß die Adduktion der Mandibeltaster wesentlich mehr, fast die dreifache Zeit, in Anspruch nimmt als die Öffnungsbewegung, die ohne Überwindung größeren Widerstandes und ohne Leistung einer besonderen Arbeit vor sich geht.

Interessant ist es, im Hinblicke auf die eben genauer präzisierte Tätigkeit der Mandibeltaster das Verhalten der Exopoditen der Mandibeln zu betrachten. Aus Fig. 30, Filmbild *1* und *19* geht hervor, daß diese Exopoditen zur Zeit, wo die Mandibeltaster maximal geöffnet sind, medial umgelegt sind. Diese Platten stehen hier fast vertikal, so daß sie im Bilde in Verkürzung, in Kantenansicht zu sehen sind. Kurz nach Beginn der Schließbewegung legen sie sich seitlich um, in Filmbild 7 sehen wir sie soweit gedreht, daß sie fast flächenhaft abgebildet erscheinen. Diese Stellung bleibt längere Zeit erhalten; erst während der — rasch erfolgenden — Öffnungsbewegung der Mandibeltaster drehen sie sich wieder zurück und stellen sich dabei vertikal auf (Filmbild 16 und 19). Aus der Tabelle (Fig. 31) sind die relativen Zeiten ihrer Bewegungen und ihrer medial aufgerichteten und ihrer lateral umgelegten Lagerung abzulesen. Daraus ist zu ersehen, daß ihr Umklappen stets ziemlich rasch erfolgt (ungefähr über 4 Bildschritte), daß sie jedoch länger in der seitlich umgelegten Stellung (durch ungefähr 6 Bildschritte) verharren als in der medialen, vertikal aufgerichteten Stellung (durch zirka 3 Bildschritte). Kurz ausgedrückt, können wir sagen, daß sich die Exopoditen rasch aufrichten und bald wieder seitlich umklappen, um in dieser Stellung den Rest der Periode zu verbleiben. Und zwar findet dieses Sichaufrichten und Zurückklappen im Verhältnis zur Bewegung der Mandibeltaster stets derart statt, daß sie zur Zeit der maximalen Öffnung der Mandibeltaster vertikal stehen und kurz nach Beginn der Schließbewegung in die horizontale Lage zurückklappen.

Die weitere Frage ist nun, was es mit diesem Organe und seiner Bewegung im Rahmen des Fangapparates für eine Bewandtnis hat. Da müssen wir uns zuerst darüber ins Klare kommen, welcher Schlag der Exopoditen der in der Fangapparattätigkeit wirksame ist. In bezug auf die Mandibeltaster haben wir gesehen, daß es die Schließbewegung ist, daß durch sie zuerst ein Einschöpfen von Wasser mit Hilfe der Verschlußborsten in den in Entstehung begriffenen Filterraum hinein, also ein Inbewegungsetzen des Wassers in Richtung von vorne nach hinten im Bereiche über der (ventral von der) Vorderlippe statthat und es im Anschlusse daran, wenn der Filterraum aufgebaut, allseitig umwandet und abgedichtet ist, zu einer Druckfiltration des im Filterraume eingeschlossenen Wassers durch die Filterwände hindurch kommt. Oder anders ausgedrückt, daß die zuerst in Gang gebrachte, von vorne nach hinten gerichtete Wasserströmung nach Zusammenschluß des Filterraumes zum Stillstande kommt und abgelöst wird von einem zweiten, sicher schwächeren Strömungsphänomen, einer aus dem Filterraume zu beiden Seiten durch die Filterwände hindurch lateral gerichteten Strömung, durch welche die Filtration des Speisewassers und das Zurückhalten der Schwebepartikelchen im Filterraume bewerkstelligt wird. Dagegen ist nicht ersichtlich, daß beim Öffnen der Mandibeltaster irgendwie besonders geregelte und für die Fangapparattätigkeit wichtige Wasserströmungen entstehen können. Die Öffnungsbewegung ist ja auch eine rasche, ruckförmige. Schon aus diesen Umständen muß man schließen, daß auch nur diejenige Bewegung der Mandibelexopoditen, die mit dem wirksamen Schlage der Mandibeltaster gleichzeitig einhergeht und geregelte Strömungsphänomene vorfindet, auf die sie einwirken können, eine funktionelle Bedeutung im Geschehen des Fangapparates besitzt.

Eine nähere Betrachtung der vorliegenden Verhältnisse erweist, daß diese Überlegung richtig ist. Wie die Tabelle (Fig. 31) zeigt, geschieht das Umklappen der Exopoditen aus der lateralen Horizontalstellung in die vertikale Mediallage ziemlich gleichzeitig mit der raschen Öffnungsbewegung der Mandibeltaster. Dieses Umklappen könnte an sich eine transversale, von beiderseits außen nach innen gegen den Filterraum gerichtete Strömung bewirken. Aber wir müssen dabei zweierlei bedenken. Erstens ist zu beachten, daß die Ansatzstellen der Exopoditen, die sich am lateralen Bogen der Mandibeltaster befinden, bei deren Öffnung sich selbst bewegen, und zwar

in entgegengesetzter Richtung zur Bewegung der Exopoditen. Während die Ansatzstellen sich lateralwärts verschieben, werden die Exopoditen einwärts umgeschlagen. Wenn auch das Rückklappen der Exopoditen in die Vertikallage sicher eine aktive Bewegung derselben sein wird, so wird dabei doch die Lateralverschiebung der Mandibeltaster mitwirken, indem der durch diese Verschiebung erzeugte Wasserwiderstand dem Aufrichten der Exopoditen entgegenkommt und so ihm ein gut Teil seiner mechanischen Wirkung auf das Wasser benimmt. Dies fällt hier um so mehr in Betracht, als die Öffnung der Mandibeltaster eine sehr rasche ist und diese Wirkung des bei der Verschiebung erzeugten Wasserwiderstandes demnach ziemlich beträchtlich sein wird.

Ganz anders liegen die Verhältnisse beim Umklappen der Exopoditen aus der Vertikallage in die Horizontallage. Es erfolgt wohl gleichfalls bei einer entgegengesetzten Bewegung der Träger, der Mandibeltaster. Während diese sich medialwärts bewegen, werden die Exopoditen lateral umgeschlagen. Wenn also auch hier die im wesentlichen relativ gleichen, nur mit entgegengesetzten Vorzeichen versehenen Umstände obwalten und überdies nach dem Anscheine der Filmbilder auch das Aufrichten der Exopoditen gleich rasch erfolgt wie das Umklappen in die Horizontallage, so sind doch bedeutsame Unterschiede in den beiden Bewegungsphasen der Exopoditen durch folgenden Umstand gegeben: Die Schließbewegung der Mandibeltaster ist vergleichsweise zur Öffnungsbewegung sehr langsam, braucht ungefähr dreimal so lange wie die Öffnungsbewegung. So kann die Verschiebung des Trägers die Wirkung des Umklappens der Exopoditen nur geringfügig herabmindern, man hat im Lateralschlage der Exopoditen den wirksamen Schlag zu erblicken. Man sehe nur, wie unbeträchtlich die Medialverschiebung der Mandibeltaster in Fig. 30 von Filmbild *1* bis *7* ist, während welchen Zeitraumes das Umlegen der Exopoditen in die Horizontale erfolgt, wie ausgiebig dagegen die Lateralverschiebung der Mandibeltaster von Bild *13* bis *16* ist, während welchen Zeitraumes die Aufrichtung erfolgt.

Ist also tatsächlich das laterale Umklappen der Exopoditen der wirksame Schlag, dann kann seine Leistung nur darin bestehen, daß durch ihn eine beiderseits in Richtung medial —> lateral, also vom Filterraume heraus jederseits in transversaler Richtung eine Strömung hervorgerufen wird. Nun wissen wir, daß durch die Schließ-

bewegung der Mandibeltaster zuerst ein von vorne ausgehender Einstrom in den Filterraum verursacht wird, dem bald, bei stärkerer Näherung der Mandibeltaster, die Druckfiltration folgt, die eben in einer infolge der starken Näherung der Filterkämme veranlaßten Strömung aus dem Filterraume heraus in lateraler Richtung besteht. Und genau zu der Zeit, wo die Druckfiltration einzusetzen beginnt oder eigentlich schon etwas vorher, erfolgt der wirksame Schlag der Mandibelexopoditen, der eine gleiche Strömung außerhalb des Filterraumes verursacht (Fig. 31; 32, *2*, *3*). Der wirksame Schlag der Mandibelexopoditen unterstützt also die Druckfiltration, er wirkt dabei ergänzend, indem er der durch die Druckerhöhung im Filterraume in Gang gesetzten Druckfiltration durch die seitlich außerhalb des Filterraumes erzeugten Transversalströmungen eine Saugwirkung von außen auf den Filterraum hinzufügt, ja schon etwas früher in Gang setzt. Während bei der Öffnungsbewegung der Mandibeltaster ebenso wie bei der ungefähr gleichzeitig erfolgenden Aufrichtung der Mandibelexopoditen nur unwirksame, wirbelartige Strömungsphänomene entstehen können, arbeiten die Schließbewegung der Mandibeltaster und das laterale Umklappen der Mandibelexopoditen zusammen, um einen geregelten Einstrom in den Filterraum und das durch die Dichte der Filterwände viel Kraft verbrauchende Hindurchtreten des Speisewassers durch diese hervorzurufen.

Dazu kommt noch folgendes, was ebenfalls darauf Einfluß hat, daß nur die Schließbewegung der Mandibeltaster und das seitliche Umklappen der Mandibelexopoditen funktionell bedeutsame Strömungserscheinungen zur Folge haben können. Wir müssen immer bedenken, daß *Notodromas* als Muschelkrebschen von der Schale eingeschlossen ist und daß die Bilder, wie sie in Fig. 30 und 32 dargestellt sind, nur durch einen Kunstgriff das Tier so freiliegend zeigen. In natürlicher Haltung ist, wie schon eingangs erwähnt worden ist, die Schale nahezu geschlossen, nur ein schmaler Spalt, der Einströmungsspalt, klafft vorne und hinten ist ein schmaler Ausströmungsspalt offen. Für Wasserströmungen im Schalenraume wegsam ist vorne nur ein unpaares mediales Gebiet, über (ventral von) der Vorderlippe gelegen, von den Filterkämmen seitlich eingesäumt. Weiter hinten, vom Niveau der Hinterlippe ab, ist der Medialraum für Wasserströmungen unwegsam. Wir wissen, daß hier solchen der Hinterlippenhaarsaum und die hoch aufgebauten sogenannten Kauränder der 2. Maxillen sich in den Weg stellen. Von hier ab wegsam

sind nur jederseits die seitlichen Räume, in die aber wieder die mächtigen Exopoditen der 1. Maxillen hereinragen. Von ihnen werden wir gleich hören, daß auch sie nur eine Strömung von vorne nach hinten gestatten. Wenn also die Exopoditen der Mandibeltaster eine pendelnde Bewegung zwischen lateraler Horizontal- und medialer Vertikalstellung durchführen, kann nur der Schlag wirksam sein, der das Wasser aus einer Richtung, aus der es nachströmen kann, in einer Richtung weiterbefördert, wo es wieder abströmen kann. Das ist aber nur beim Lateralschlage der Fall.

Die nächste Extremität, deren Bewegung im Fangapparatgeschehen eine wichtige Rolle spielt, ist die 1. Maxille. Auch an ihr können wir, ähnlich wie bei der Mandibel, zwei selbständig bewegte Teile unterscheiden: Erstens den eigentlichen Maxillenstamm, dessen medial gerichteter Kaurand mit den Enditen von Bedeutung ist, und zweitens den Exopoditen, der, vom Maxillenstamm wohl getragen und mitbewegt, doch überdies noch eine Eigenbewegung besitzt. Beginnen wir mit dem sogenannten Kaurand, den Enditendifferenzierungen, von denen wir früher gehört haben, daß sie außer ergänzenden Verschlußeinrichtungen des Filterraumes vor allem auch die Kehr- und Zubringeapparatur darstellen, die den Filterrückstand zum Eingange in den Mundvorraum befördert. Leider sind die Enditen in der Filmaufnahme (Fig. 30) von undurchsichtigen Organen unterlagert, so daß sie selbst nicht deutlich zur Abbildung gelangt sind. Aber immerhin zeichnet sich der Maxillenstamm im Photogramm so weit gut ab, daß die allgemeine Bewegungsform der 1. Maxille und das zeitliche Zusammenarbeiten mit den übrigen bewegten Teilen des Fangapparates hinreichend erkennbar erscheinen.

Freilich muß insbesondere bei der 1. Maxille noch auf eine weitere Mangelhaftigkeit der Filmbilder aufmerksam gemacht werden. Sie sind ja die photographische Wiedergabe der Verhältnisse, wie sie sich am durch Klemmung offen gehaltenen lebenden Totopräparate finden. Die Schale ist hier künstlich unnatürlich weit zum Klaffen gebracht, und dies hat auch Einfluß auf die Lage der 1. Maxillen, die dadurch auseinandergezogen, lateral verschoben sind. Wenn man die Lageverhältnisse im Klemmpräparate vergleicht mit denen, die sich aus den Schnittpräparaten ablesen lassen, wird einem das klar. Man beachte z. B. in Fig. 30 diejenigen Filmbilder, an denen die Medialränder der 1. Maxillen leidlich gut sich herausheben. Sie liegen etwas seitlich von der Hinterlippe. Wie aus einem Ver-

gleich dieser Bilder mit dem, was die Schnittpräparate lehren (Fig. 9 bis 11, 14, 16, 25), weiter hervorgeht, sind durch die unnatürlich starke Spreizung die Maxillen nicht nur stark auseinandergezerrt, sondern auch ein gutes Stück weit nach hinten verschoben. Diese Wirkung der künstlichen Schalenspreizung ist ja verständlich. Da der Maxillenstamm einen schräg nach vorne-medial gerichteten Verlauf mit hinterer lateraler Insertion besitzt, müssen bei kräftiger Öffnung der Schale die Insertionsstellen sich stark seitlich verlagern, die schräge Lagerung des Stammes wird dadurch in eine mehr transversale übergeführt und die Medialränder kommen so mehr seitlich und mehr nach hinten zu liegen. Diese Verzerrung der natürlichen Lagerungsverhältnisse müssen wir wohl oder übel mit in Kauf nehmen, da auf keine sonst ersichtliche Art ein Einblick in das Getriebe des lebenden Tieres gewonnen werden kann. Wenn man sich nur bei Auswertung der Filmbilder die künstlich gesetzten Lagerungsveränderungen vor Augen hält und sie bei der funktionellen Analyse in Rechnung zieht, braucht dieser Mangel auch nicht gar zu schwer ins Gewicht zu fallen.

Daß durch die starke künstliche Öffnung der Schale tatsächlich die oben beschriebenen Lagerungsverschiebungen stattgefunden haben, erweist in gleicher und vielleicht noch klarerer Weise die Lagerung der 2. Maxillen. Daß deren „Kauränder“ normalerweise bis gegen den Hinterrand der Vorderlippe vorragen, genau über dem Eingange in den Mundvorraum liegen, das haben wohl die im morphologisch-topographischen Teile gebrachten Zeichnungen und Mikrophotogramme in genügender Weise erhärtet. Wenn wir nun die Filmbilder auf die Lage der „Kauränder“ der 2. Maxillen hin prüfen, die in den meisten Bildern sich gut erkennen lassen (Fig. 30), so erkennt man, daß auch sie unnatürlich weit hinten liegen. Sie befinden sich im Niveau der hinteren Spitze der Hinterlippe, während sie, nach den Schnittpräparaten zu schließen, normalerweise über den Vorderrand der Hinterlippe hinausgreifen sollen. Und auch sie zeigen nicht allein diese Verschiebung nach hinten im Klemmpräparate, sondern gleichfalls auch eine Verlagerung in lateraler Richtung. Erinnern wir uns, wie nahe, nach den Schnittpräparaten zu schließen, die Kauränder der beiden 2. Maxillen beisammen liegen (Fig. 8, 18, 19, 20, 21, 22). Nur ein verhältnismäßig schmaler medianer Zwischenraum liegt zwischen ihnen, der durch die eigentümlich gekrümmten Pinselborsten aufgefüllt wird. Man vergleiche

damit die weite Auseinanderzerrung, die diese Kauränder im Klemmpräparate aufweisen. 1. und 2. Maxillen zeigen also im Klemmpräparate aus gleicher Ursache gleiche Lageveränderungen. Sie besitzen ja auch eine ähnliche, verhältnismäßig weit seitliche Insertion. Bei den Mandibeln hat die starke künstliche Öffnung der Schale kaum besondere Folgen. Sie sind viel tiefer inseriert, so daß die Insertionsstellen durch die Schalenspreizung weniger stark seitlich verlagert werden, und überdies bringt es der halbkreisförmige Verlauf der Mandibeltaster mit sich, daß eine geringe Verlagerung nicht so stark zur Geltung kommen kann.

Diese abnormen Umstände müssen wir bei der Auswertung der Filmbilder berücksichtigen. Doch sei dazu folgendes nachdrücklich hervorgehoben: Wenn auch die allgemeine Lagerung der 1. Maxillen durch die Schalenspreizung eine Änderung erlitten hat, so ist dies offensichtlich ohne jedweden Einfluß auf ihren typischen Bewegungsgang. Das zeigt sich darin — und jeder, der ein solches Klemmpräparat einer lebenden *Notodromas* zu beobachten Gelegenheit hatte, wird mir da wohl zustimmen —, daß ebenso wie die Mandibeln auch die 1. Maxillen mit absolut exakter Regelmäßigkeit sich durch Stunden, ja Tage hindurch, in ganz charakteristischer, immer sich in gleicher Weise wiederholender Form bewegen. Geändert haben sich im Klemmpräparate nur die Lagebeziehungen der Extremitäten, ihr Bewegungsmodus dagegen ist in typischer Weise erhalten geblieben. Und so glaube ich, daß man berechtigt ist, das, was der Film uns als typischen Bewegungsgang der 1. Maxillen erkennen läßt, für die funktionelle Analyse des Fangapparates unter Setzung der entsprechenden Korrekturen für die etwas geänderten Lagerungsverhältnisse auswerten zu dürfen.

Aus den Filmbildern geht deutlich hervor, daß die 1. Maxillen entsprechend dem Rhythmus des Fangapparatgeschehens nach vorne sich bewegen und sich darauf wieder zurückschieben. Und zwar befinden sich die Enditen stets zu der Zeit am weitesten vorne, wenn die Mandibeltaster extrem medial verschoben sind, und im ersten Beginne der Öffnungsbewegung (Fig. 30, *13*, *16*). Dann verlagern sie sich rasch nach hinten und befinden sich sehr bald, schon wenn die Mandibeltaster sich ganz geöffnet haben (Filmbild *19*), an der am weitesten hinten gelegenen Stelle. Im späteren Verlaufe der Schließbewegung der Mandibeltaster bewegen sie sich dann wieder ruckartig nach vorne (Filmbild *10* bis *13*). In der Tabelle Fig. 31

ist ungefähr der Bewegungsgang der 1. Maxillen eingetragen. Die Abbildung der 1. Maxillen ist in den Filmbildern nicht so gut, daß die Ablesung der Zeit genau geschehen konnte, in der sie ihre Bewegungen durchführen. Doch ist jedenfalls folgendes aus den Filmbildern zu ersehen. Wenn wir in Fig. 30 die Bilder *1*, *4* und *7* betrachten, sehen wir, daß zwischen der hinteren medialen Querkontur der Mandibeltaster und der vorderen medialen Querkontur der 1. Maxillen ein ziemlich beträchtlicher Zwischenraum liegt. In den Bildern *10* und insbesondere *13* und *16* dagegen ist dieser Zwischenraum ziemlich verschwunden, die genannten Konturen sind zusammengeschoben, Mandibel und 1. Maxille verfließen hier ineinander. In Bild *19* und *22* ist wieder der Zwischenraum zwischen diesen beiden Extremitäten an der betreffenden Stelle vorhanden. Da nun der Teil der Mandibel, der hier zur Betrachtung herangezogen wird, der Stiel der Kaulade ist, der hier an die Vorderlippe herantritt, um dann in den engen Spalt zwischen Vorder- und Hinterlippe einzutreten, ist es kaum möglich, daß dieser Teil der Mandibel eine Verschiebung nach vorne oder hinten erleidet. Die Mandibelkaulade kann sich wohl nur in querer Richtung verschieben. Die stattgefundene Verlagerung kann nur auf Kosten der 1. Maxillen zu setzen sein. Dies kann man noch weiter erhärten, wenn man andere Bezugspunkte zur Feststellung desjenigen Organes wählt, welches tatsächlich eine Verschiebung erleidet. Doch soll darauf nicht näher eingegangen werden. Auf jeden Fall läßt sich feststellen, daß die Enditen der 1. Maxillen bei adduzierten Mandibeltastern, also bei aufgebautem Filterraum, eine ruckartige Bewegung nach vorne durchführen und im Verlaufe der Öffnungsbewegung der Mandibeltaster wieder zurückgeführt werden.

Was bei diesem ruckartigen Vorführen und Zurückverschieben der 1. Maxillen von den Enditen und ihren Borstendifferenzierungen für eine funktionelle Leistung vollbracht wird, ist in einem früheren Kapitel (S. 357 ff., 362) ausführlich dargelegt worden. Ich will die betreffenden Angaben hier nicht wiederholen, sondern mich mit der Konstatierung begnügen, daß nach dem Zeugnisse der Filmbilder dies Vorgreifen und Zurückgleiten der 1. Maxillen gerade in dem Stadium erfolgt, in dem der Filterraum voll aufgebaut und die Druckfiltration im Durchführen begriffen und fast schon vollendet ist. Dies nun ist der Zeitpunkt, wo sich ein Filterrückstand im Filterraume angesammelt hat. Es bestehen also tatsächlich die topographischen Ver-

hältnisse zurecht, die im morphologisch-topographischen Teile geschildert wurden und es erklärlich erscheinen lassen, daß die Endite der 1. Maxillen mit ihrer hochdifferenzierten und charakteristischen Borstenausstattung zum Teil noch einen festeren Verschluß des hinteren Abschnittes des Filterraumes, zum Teil ein Lockermachen der innen an den Filterkämmen sitzenden Partikelchen und ihre Beförderung innerhalb des Filterraumes nach hinten bewirken. Überdies halten, wenn später bei Öffnung der Mandibeltaster die Filterwände nach vorne gezogen werden, insbesondere die Borsten der hinteren Endite den nun freiliegenden Filterrückstand zwischen sich fest und befördern ihn bei der Rückbewegung der 1. Maxillen nach hinten zum Eingang in den Mundvorraum. Wohl muß ich leider für eine dazu notwendige Annahme in bezug auf die Bewegungsweise der 1. Maxillen den Beweis schuldig bleiben. Es ist dies die Annahme, daß die 1. Maxillen bei der Vorbewegung auseinandertreten, sich etwas lateral verschieben und daß sie bei der Rückbewegung zusammentreten, sich nähern, daß die Borsten der Endite sich dabei zum Teil an die Filterkämme anlegen, zum Teil, und zwar mit den Enden ihrer Pinselborsten, die Filterborstenzwischenräume durchstoßen und so in den Filterraum hineingreifen und dessen Inhalt an Filterrückstand nach hinten kehren. Dies Auseinandertreten der 1. Maxillen bei der Vorbewegung und ihre Näherung bei der Rückbewegung braucht sicher nicht beträchtlich zu sein und wird es auch nicht sein. Es ist deshalb zu begreifen, daß die Filmbilder, die keine hinreichenden Anhaltspunkte für eine genauere Ausmessung zur Konstatierung einer Lateral- und Medialverschiebung der Maxillenenditen bieten, da diese sicher nicht besonders auffallend sein werden, den Nachweis dafür nicht zu erbringen gestatten.

Außer allgemeinen Überlegungen, die insbesondere die Tatsache zur Grundlage haben, daß der Effekt der Tätigkeit des Fangapparates darin besteht, daß sich die herausfiltrierten Partikelchen verdichtet über dem Eingang in den Mundvorraum ansammeln und als Instrument dazu nach den Bauverhältnissen nur die Enditenborsten der 1. Maxillen angesprochen werden können, diese aber nur dann derart fungieren können, wenn sich ihr Bewegungsmodus in der angenommenen Weise verhält, spricht noch ein anderer Umstand für diese Annahme. Fast nirgends, soweit Krustazeenbeine und insbesondere Fangapparatbeine in ihrem Bewegungsmodus

analysiert sind, finden wir bei ihnen eine einfache, nach vorne und und hinten erfolgende Pendelbewegung. Überall läßt sich noch eine zweite, transversale Verschiebungskomponente nachweisen. Das ist z. B. bei den Fangapparatbeinen (Thorakalbeinen) von *Daphnia* der Fall (Storch 1924), die ebenfalls bei der Vorbewegung seitlich auseinanderweichen, bei der Rückführung zusammentreten. Es bewegen sich die Beine nicht einfach pendelnd, sondern in einer schmalen Ellipse. Es ist sehr naheliegend, daß in dieser Beziehung auch die 1. Maxillen von *Notodromas* keine Ausnahme machen.

Es ist schon oben hervorgehoben worden, daß die Filmbilder, die die bei Klemmpräparaten vorliegenden Verhältnisse wiedergeben, nicht die normale Lage der 1. Maxillen zeigen. Wir müssen annehmen, daß die Maxillenenditen bei der Vorbewegung viel weiter nach vorne gehen, bis ungefähr in die Mitte der Längserstreckung der Filterborsten, und daß sie bei der Rückbewegung nicht weiter nach hinten gelangen, als ungefähr bis ins Niveau des Lippenspaltes über den Eingang in den Mundvorraum.

Es sei gestattet, hier noch ergänzende Ausführungen zu dem früher (S. 183 ff.) über den hinteren Verschluß des Filterraumes Gesagten anzufügen. Wie erinnerlich, haben wir den Haarsaum der Hinterlippe und die Borsten der „Kauladen" der 2. Maxillen als Einrichtungen kennengelernt, die diesen hinteren Abschluß des Filterraumes besorgen. Es wurde weiter ausgeführt, daß die Borsten der 1. Enditen (der Maxillartaster) der 1. Maxillen über den Filterraum hinübergreifen und so den ventralen Verschluß des Filterraumes ergänzen und daß die lamellenartig sich verbreiternden Borsten der 2. Enditen sich an die obersten (ventralsten) Filterborsten anlegen, diese von beiden Seiten her bis zur Berührung zusammendrängen und so einen gesicherten ventralen Verschluß des Filterraumes bewerkstelligen. Weiter wurde dort gezeigt und durch Abbildungen belegt, daß die vier Enditen bogenförmig angeordnet sind in der Weise, daß der 1. Endit am höchsten (ventralsten) sitzt, der 4. dagegen sehr tief (dorsal) lagert und sich fast im Niveau des Einganges in den Mundvorraum befindet. Nun lehren die Filmbilder, daß die Mandibeltaster bei der Öffnungsbewegung sehr weit auseinandertreten (Fig. 30, Bild *1* und *19*) und dadurch die Filterborsten sehr weit nach vorne gezogen werden. Ungefähr das hintere Drittel der Vorderlippe ist in diesem Stadium frei von den Filterborsten (Fig. 32, *2*). Es muß nun ergänzend hinzugefügt werden, daß die

eben genannten Einrichtungen nicht bloß im Stadium des aufgebauten Filterraumes in der angedeuteten Weise funktionell wirksam, sondern darüber hinaus während der ganzen Schlagperiode des Fangapparates von Bedeutung sind. Die Endite der 1. Maxillen bilden zusammen mit den Borstendifferenzierungen der „Kauladen" der 2. Maxillen eine stets vorhandene, gewölbeförmige, nach vorne offene Nische, die über dem Eingang in den Mundvorraum aufgebaut ist und die wohl in der bestimmten Phase dem sich bildenden Filterraume nach vorne entgegenrückt und sich mit ihm dann zu einem einheitlichen, allseits abgeschlossenen Filterraume zusammenschließt. Aber wenn dann in der Öffnungsbewegung der Mandibeltaster der „Filterraum" nach vorne rückt und sich abbaut, bleibt dieses nischenartige Gewölbe, nach hinten rückend, weiter bestehen, den Filterrückstand in sich bergend, der nun insbesondere von den Borsten der 4. Enditen der 1. Maxillen festgehalten wird. Aus den Filmbildern ist zu ersehen, daß die 1. Maxillen verhältnismäßig lange in dieser hinteren Stellung verharren und so durch längere Zeit ein doppeltes Gewölbe den Eingang in den Mundvorraum überdacht, nämlich erstens das von den Enditen der 1. Maxillen gebildete Gewölbe und zweitens das von den „Kauladen" der 2. Maxillen aufgebaute. Nur für den kurzen Zeitraum, wo die Endite der 1. Maxillen unter Auseinandertreten sich nach vorne verschieben, um den Zusammenschluß mit dem gleichzeitig sich bildenden Filterraum herzustellen, löst sich das von ihnen gebildete innere Gewölbe auf. Es bleibt dann aber immer noch das zweite, von den Kauladen der 2. Maxillen aufgebaute äußere Gewölbe bestehen, so daß noch vorhandener, von den Mandibelkauern noch nicht verarbeiteter Filterrückstand stets seine abgeschirmte Lagerstätte besitzt, wodurch verhindert wird, daß er verlorengeht. Und so enthüllt sich uns noch eine weitere Bedeutung des von den Enditen der 1. Maxillen aufgebauten Baugebildes. Es ist ein bewegliches Verbindungsstück, das einmal mit den Filterborsten, diese von außen her umgreifend, zum gänzlich abgeschlossenen Filterraume sich verbindet, dann, sich nach hinten bewegend, den Filterrückstand mit sich nehmend, unter das von den Kauladen der 2. Maxillen gebildete Gewölbe sich hereinlegt und den Filterrückstand hier deponiert.

Die Filmbilder geben uns endlich noch Aufschluß über das Verhalten der Exopoditen der 1. Maxillen. Sie sind, wie wir schon früher gehört haben und aus Fig. 30 ersichtlich ist, recht mächtige

Gebilde. Sie bewegen sich um eine vertikale Drehachse und beschreiben eine Drehung von ungefähr 90°, wobei sie sich nach vorne drehen und sich wieder zurücklegen. In der einen Extremlage sind sie quer gestellt (Fig. 30, Bild *1*, *16* und *19*), in der anderen sind sie nach hinten umgelegt, so daß ihre Platten ungefähr parallel zur Sagittalebene liegen (Fig. 30, Bild *7*). Aus den Filmbildern ist auch ersichtlich, daß der Rückschlag wesentlich rascher und kräftiger erfolgt als der Vorschlag. In der kurzen Zeitspanne zwischen Bild *1* und *4* und ebenso zwischen Bild *19* und *22* ist die Rückführung im wesentlichen erfolgt, wenn auch die eigentliche Extremlage erst im Bilde *7* erreicht ist. Daraus geht hervor, daß der Rückschlag den wirksamen Schlag darstellt. Gerade der Beginn des Rückschlages, bei dem sich den Exopoditenplatten ein ganz beträchtlicher Widerstand entgegenstellt, erfolgt sehr rasch; dabei muß dem Wasser ein kräftiger Bewegungsimpuls erteilt werden, wodurch eine von vorne nach hinten gerichtete Strömung erzeugt wird. Ganz entgegengesetzt verhält sich der Vorschlag. Er erfolgt, wie die Bildfolge *7*, *10*, *13*, *16* (Fig. 30) zeigt, recht gemächlich, mit stark nach hinten abgebogenen Terminalteilen der Exopoditenplatten, so daß ein recht geringfügiger Wasserwiderstand zu überwinden ist, doppelt geringfügig, da erstens die Vorbewegung langsam vor sich geht und zweitens die Widerstandsfläche sehr verkleinert erscheint. Das Vorholen der Exopoditen wird also höchstens kraftlose Wasserwirbel, aber keine entgegensetzt gerichtete, von hinten nach vorne gehende Wasserströmung hervorrufen. Der Gesamteffekt der rhythmischen Schlagweise der Exopoditen der 1. Maxillen besteht also in der Erzeugung eines kräftigen, zu beiden Seiten des Tieres innerhalb des Schalenraumes von vorne nach hinten gerichteten Wasserstromes.

Von Wichtigkeit für die Leistung dieser Exopoditen innerhalb des Geschehens des Fangapparates ist nun weiter noch die Zeit, zu der der wirksame Rückschlag und die damit verbundene Erzeugung der nach hinten gehenden Wasserströmung erfolgt. Wie insbesondere aus Fig. 30, Bild *1*, *4* und *19*, *22*, ersichtlich, geht er gleichzeitig mit dem wirksamen Schlage der Mandibelexopoditen vor sich. In Bild *1* und *19* sind die Mandibelexopoditen aufgerichtet und die Maxillenexopoditen quer gestellt, drei Bilder später, in Bild *4* und *22*, sind die Mandibelexopoditen schon ziemlich seitlich in die Horizontale umgeschlagen und die Maxillenexopoditen weit nach hinten umgelegt. Wir erinnern uns, daß das Umklappen der Mandibelexopoditen

beiderseits eine transversale Wasserströmung verursacht, die aus dem Filterraume heraus durch die Filterborsten hindurch in lateraler Richtung geht. Aber gleichzeitig damit erfolgt nun auch der wirksame Rückschlag der Maxillenexopoditen, der eine nach hinten gerichtete Strömung erzeugt. Die beiden Exopoditenpaare wirken also zusammen und verursachen durch ihren wirksamen Schlag eine durch den Schalenraum des Tieres hindurchgehende Strömung, die, vom Filterraume ausgehend, zuerst in transversaler Richtung (Mandibelexopoditen) vor sich geht und die durch den Schlag der Maxillenexopoditen in Richtung nach hinten abgelenkt wird. Wir können diese beiden Exopoditenpaare als die eigentlichen Motoren der durch den Schalenraum gehenden Strömung ansprechen.

Und dabei ist der Zeitpunkt von Wichtigkeit, zu dem die von diesen Organen ausgehenden und die Wasserströmung bewirkenden Impulse erfolgen. Es ist genau der Zeitpunkt, in dem die Mandibeltaster ihre Näherungsbewegung beginnen, in dem also der Filterraum sich aufzubauen beginnt. Diese Wasserströmung ist im Gange, wenn sich bei stärkerer Näherung der Mandibeltaster die verschiedenen daran beteiligten Differenzierungen zur Bildung eines geschlossenen Filterraumes zusammenlegen und wenn durch die weitere Näherung eine Drucksteigerung im Filterraume zustande kommt. Es sind also, wir wir sehen, genügend Kräfte vorhanden, die den Durchtritt des Wassers durch die engen Spalträume der Filterwände zu bewirken imstande sind und so eine filternde Ausnützung des Speisewassers des Fangapparates durchzuführen vermögen. Dabei ist noch die eine Tatsache von Wichtigkeit, daß, wie die Filmbilder *4, 7, 10, 13* (Fig. 30) zeigen, während der ganzen Zeit, in der bei sich nähernden Mandibeltastern die Filtration möglich ist, der Abzugsweg für das Speisewasser des Fangapparates offen bleibt. Durch diese ganze Zeit hindurch, in all den genannten Filmbildern, sind die Mandibelexopoditen nach außen in die Horizontale und die Maxillenexopoditen nach hinten umgelegt. Nur während der kurzen Zeit, in der sich die Mandibeltaster öffnen, sind die Mandibelexopoditen im Aufrichten begriffen und die Maxillenexopoditen stehen quer (Fig. 30, Bild *1* und *16, 19*). Dies bedeutet nichts anderes, als daß zu dieser Zeit sich jederseits der von der durch den Schalenraum ziehenden Wasserströmung benutzte Weg sich zweifach verlegt. Und diese Verlegung müssen wir uns noch wirksamer vorstellen, als die Filmbilder dies erkennen lassen. Denn bei natürlichem Zustande der Schale, wo sie

geschlossen ist, liegen, wie wir gehört haben, die 1. Maxillen weiter vorne und die quer gestellten Maxillenexopoditen befinden sich näher an den Mandibelexopoditen. Dadurch wird die Verlegung der Abzugskanäle viel erfolgreicher. Überdies müssen wir uns die Seitenräume, die der Wasserströmung als Weg dienen, bei geschlossener Schale viel weniger weit vorstellen, als die Filmbilder ihn erscheinen lassen.

Was den allgemeinen Vorgang der Durchströmung des Schalenraumes betrifft, kann man sich ihn gut sichtbar machen, indem man *Notodromas* in mit Tusche oder Karmin versetztes Wasser bringt. Man erkennt dann an Tieren in Seitenlage sehr deutlich, daß der Wasserstrom nur im vorderen Abschnitte, wo sich der in der allgemeinen Übersicht beschriebene Einströmungsspalt befindet, in die Schale eintritt und nur im hinteren Bereiche, im Bereiche des Ausströmungsspaltes, den Schalenraum verläßt. Es ist interessant, daß sich die gleiche Durchströmung der Schale auch bei nicht filtrierenden Formen erhalten hat. So gibt CANNON (1926) in seiner Arbeit über die Ernährungseinrichtungen von *Pionocypris vidua*, die ein Schlammfresser ist, eine ganz übereinstimmende Beschreibung der Durchströmung des Schalenraumes und auch die Motoren dieser Strömung sind die gleichen, nämlich die ganz ähnlich ausgebildeten Exopoditen der Mandibeln und der 1. Maxillen. Interessant ist, daß auch *Pionocypris* beim Nahrungserwerb keine Auswahl durchführt, sondern alles aufnimmt, was in den Bereich der Wirkung ihrer Mundwerkzeuge gelangt. Wenn auch in den Details der Ausbildung und Arbeitsweise der Mundgliedmaßen ihrer Lebensweise entsprechende Unterschiede vorhanden sind, so sind doch dabei auch wieder so viele prinzipielle Ähnlichkeiten zu konstatieren, daß die filtrierende Tätigkeit von *Notodromas* und die schlammfressende Ernährungsweise von *Pionocypris* die engsten Beziehungen aufweisen und der eine Modus vom anderen leicht ableitbar erscheint. Auf einen näheren Vergleich will ich hier nicht näher eingehen.

Nach meiner Meinung, die ich schon des öfteren dargelegt habe und auf die ich im Schlußabschnitte noch ausführlich zu sprechen kommen werde, ist eine filtrierende Fangapparattätigkeit die ursprüngliche Ernährungsweise sowohl der Urkrebse als auch der ursprünglicheren unter den rezenten Krebsen. Und so erscheint es mir von großer Bedeutung, daß hiermit nun auch für einen Ostrakoden eine eingehende Beschreibung eines solchen filtrierenden Fang-

apparates vorgelegt werden kann. Um die hier gegebene Darstellung zu einem den Stand unseres heutigen Wissens berücksichtigenden, abgerundeten Abschlusse zu bringen, ist es notwendig, diesen Fangapparat zu den bei den anderen Krebsgruppen bisher bekannt gewordenen in Beziehung zu setzen, um damit meine Anschauungen über die prinzipiellen Organisationsverhältnisse der Krustazeen weiter zu fundieren und auszubauen. Dieser Aufgabe soll der folgende Abschnitt gewidmet sein.

(Schluß im nächsten Heft.)

Verleger: Emil Haim & Co., Wien, I., Maria-Theresien-Straße 10
Für den Inhalt verantwortlich: Prof. Dr. Otto Porsch, Wien, XVIII., Feistmantelstraße 4.
Druck W. Hamburger (verantwortl. Max Diettrich), Wien, VI., Mollardgasse 41.

Arbeiten aus dem Zoologischen Institut zu Graz Band XIV, Nr. 10.

Analyse der Fangapparate niederer Krebse auf Grund von Mikro-Zeitlupenaufnahmen.

II. Mitteilung.

Morphologie und Physiologie des Fangapparates eines Ostrakoden (Notodromas monacha). III.

Von

Otto Storch
(Graz).

Sonderabdruck aus
Biologia Generalis, Band IX, 2. Hälfte
(Versluys-Festschrift)

EMIL HAIM & Co.
Wien und Leipzig
1933

BIOLOGIA GENERALIS

Internationales
Archiv für die allgemeinen Fragen der Lebensforschung

erscheint in zwanglosen Lieferungen. Der Preis des Bandes beträgt M 84·—.

Das Archiv steht für alle Originalarbeiten aus dem Gebiete der *allgemeinen* Biologie in ihrer Dreiteilung als *allgemeiner* Gestaltungslehre (Morphologie), *allgemeiner* Leistungslehre (Physiologie) und *allgemeiner* Beziehungslehre (Oekologie) sowie deren *allgemeinpraktischer* Auswirkung (angewandte Biologie) mit Ausnahme rein metaphysischer Abhandlungen offen.

Beiträge sollen in der Regel nicht mehr als zwei Druckbogen umfassen und können in *deutscher, englischer, französischer* und *italienischer* Sprache abgefaßt sein. Manuskripte sind *ausnahmslos* an den Verlag

Emil Haim & Co.

Wien, I., Maria-Theresien-Straße 10

zu senden.

Das Autorenhonorar beträgt 30 Mark für den 16seitigen Druckbogen, doch werden höchstens $1^1/_2$ Druckbogen honoriert. Außerdem erhält jeder Autor kostenlos bis zu 50 Sonderabdrucke seiner Arbeit. Weitere Sonderabdrucke werden berechnet. Es empfiehlt sich, in diesem Fall vom Verlag einen Kostenvoranschlag zu verlangen.

Inhalt:

Band IX, 2. Hälfte. *Lieferung 3*

(Fortsetzung auf der 3. Umschlagseite)

(Aus der Biologischen Station Lunz am See, N.-Ö., und dem Zoologischen Institute der Universität Graz.)

Analyse der Fangapparate niederer Krebse auf Grund von Mikro-Zeitlupenaufnahmen.

Mit 35 Textabbildungen.

II. Mitteilung.

Morphologie und Physiologie des Fangapparates eines Ostrakoden (*Notodromas monacha*). III.

Von

Otto Storch.

(Eingelangt am 17. Februar 1932.)

Schluß.

V. Allgemeine Betrachtungen. Krustazeengliedmaßen und Fangapparate.

Historisch überkommene und allgemein eingebürgerte Bezeichnungen leiden oftmals unter einem schweren Mangel. Er liegt darin, daß mit der Bedeutung dieser Bezeichnungen etwas zum Ausdrucke gebracht wird, was mit der weiter fortgeschrittenen Erkenntnis der Wissenschaft nicht mehr in Übereinstimmung steht und wogegen man sich deshalb beim Gebrauche dieser Bezeichnungen zu wehren gezwungen ist.

Ein gutes Beispiel dafür bietet die für die Gliedmaßen der Krustazeen allgemein eingebürgerte Bezeichnung. Gewöhnlich werden ihre Extremitäten erstens einmal nach Regionen unterschieden; man spricht von Kopf-, Thorakal- und Abdominalgliedmaßen. Schon diese Einteilung hat etwas Mißliches an sich, da diese drei an den Krustazeen unterschiedenen Regionen keine vergleichend-morphologisch fundierten Begriffe darstellen. Nur die niedersten unter den

rezenten Krustazeen, die Euphyllopoden, und die höchst entwickelten, die Malakostraken, haben so zahlreiche Segmente ausgebildet, daß wir bei ihnen überhaupt von einer Abdominalregion sprechen können. Alle übrigen der niederen Krustazeen (der Entomostraken) mit Ausnahme der Euphyllopoden besitzen verhältnismäßig wenig Metamere, so daß alle hinter den sogenannten Kopfgliedmaßen vorhandenen Extremitäten als Thorakalbeine zusammengefaßt werden. Und hier ist wieder hervorzuheben, daß diese Thoraxregion selbst der niederen Krustazeen in den verschiedenen Gruppen eine sehr mannigfache Ausbildung nicht nur in den an ihr vorhandenen Gliedmaßenformen aufweist, sondern daß sie überdies auch als Region an sich vergleichend-morphologisch nicht überall das gleiche bedeutet, ganz verschiedene Segmentzahlen aufweist, sicher nicht auf eine bei einer Urform herausgebildete und dann von den aus ihr herausentwickelten verschiedenen Formengruppen übernommene Thoraxregion zurückzuführen ist.

Dazu kommt überdies, daß die Grenze, die zwischen Kopf- und Thoraxregion gezogen wird, als willkürlich zu bezeichnen ist. Wir werden darüber weiter unten ausführlicher zu sprechen haben. Wie bekannt, rechnet man, je nachdem ob man annimmt, daß die Augenstiele auf Gliedmaßen zurückzuführen sind oder nicht, als zur Kopfregion zugehörig 6 oder 5 Gliedmaßenpaare: (die Augenstiele), die Antennulen (1. Antennen), die Antennen (2. Antennen), die Mandibeln, die 1. Maxillen, die 2. Maxillen. Aber was für ein tieferer Grund dafür vorliegt, daß gerade mit den 2. Maxillen die Grenze der Kopfregion festgelegt wurde, ist aus den bei den Krustazeen vorliegenden Gegebenheiten nicht ersichtlich. Denn als wirklich scharf gegen den Thorax abgesetzte Region ist das Cephalon kaum irgendwo entwickelt. Der Übergang zwischen diesen beiden Regionen ist fast durchwegs als unscharf und fließend zu bezeichnen und sehr häufig ist der Fall gegeben, daß Kopf und Thorax zu einer einheitlichen Region, dem Cephalothorax, verschmolzen erscheinen, wobei dann vielfach die an die Kopfregion anschließenden vorderen Thorakalbeine eine den Mundgliedmaßen sehr ähnliche Ausbildungsform (= Maxillipeden) aufweisen.

Wirklich stichhaltig erscheint nur die von Giesbrecht (1921) gemachte Unterscheidung in präorale (Augenstiele und 1. Antennen) und postorale Gliedmaßen (alle übrigen von den 2. Antennen an). Für die Richtigkeit der Gegenüberstellung von prä- und postoralen

Gliedmaßen spricht nicht allein ihre verschiedene Lage, sondern auch der Umstand, daß die Antennulen nie als Blatt- oder Spaltbeine entwickelt sind und bei Ersatz amputierter Stielaugen ebenfalls nur antennulenartige Regenerate auftreten (HERBST 1896, 1901). Man hat deshalb die Annahme gemacht, daß den Urkrebsen ein den Antennulen ähnliches Gliedmaßenpaar (Präantennulen) zukam. So stehen also diesen beiden vordersten Gliedmaßenpaaren alle übrigen gegenüber, die allein als unter sich verwandt, homodynam, als echte Krustazeengliedmaßen, angesprochen werden müssen und die durchaus auf eine zweiästige Extremität zurückführbar sind. Und homolog im engeren Sinne sind stets nur diejenigen Gliedmaßenpaare, die dem gleichen, vom 2. Antennensegment ab gezählten Metamer zugehören.

Es fragt sich dann aber weiter, warum gerade den Kopfgliedmaßen die Auszeichnung zuteil geworden ist, jede für sich eine eigene Bezeichnung zu erhalten. Sollen die Namen Antennen, Mandibeln, Maxillen nicht aussagen, daß jede dieser Gliedmaßen für sich durch die ganze Reihe der Krustazeen hindurch eine durchgehende charakteristische Ausbildung und, damit Hand in Hand gehend, eine charakteristische Verwendung gefunden haben oder doch, daß, wenn jede einzelne auch Abwandlungen erfahren hat, so doch jede einzelne sich herschreibt von einer in besonderem Sinne spezialisierten Beinform, wie sie schon beim Krustazeen-Urtypus sich herausentwickelt hat? Es herrscht wohl heute und schon lange die Überzeugung, daß dies nicht der Fall ist. Es gibt nach der geläufigen Anschauung nur einen einzigen Urtypus der Krebsextremitäten, der sich durch Zweiästigkeit auszeichnet und der in seiner allgemeinen Ausbildungsform der charakteristischen Phyllopodenextremität am nächsten stehen muß. Davon machen auch die Kopfgliedmaßen keine Ausnahme. Wenn ihnen den übrigen Gliedmaßen gegenüber eine Ausnahmsstellung eingeräumt werden muß, so höchstens nur die, daß die differente Ausbildung der einzelnen derselben viel ausgesprochener und weitergehend ist als bei den übrigen Gliedmaßen. Aber es liegt auch ihnen die gleiche Urform zugrunde und jede einzelne hat in den verschiedenen Krebsgruppen eine spezifische, von den anderen Gruppen unabhängige Entwicklung genommen.

Was liegt dann dieser besonderen Nomenklatur der Kopfgliedmaßen bei den Krebsen zugrunde? Nicht eine tatsächliche, morphologisch-physiologische Gegebenheit, sondern eine historische Be-

dingtheit. Der erste, der in die enorme Mannigfaltigkeit der Arthropodengliedmaßen in einer klassischen Arbeit Ordnung zu bringen versucht hat, war SAVIGNY (1816), und seine Einstellung und seine Bezeichnungen haben sich, trotz des umstürzenden Wandels der Zeiten in unserer Auffassung der Mannigfaltigkeit der Tierwelt, in allen wesentlichen Zügen erhalten. SAVIGNY's Ausgangspunkt für die Klärung des Extremitätenproblems der Arthropoden bildeten die Insekten. Für sie erbrachte er den Nachweis, daß ihre Mundgliedmaßen trotz aller verschiedengestaltigen Formausprägung und trotz der Unterschiede der Funktionsweise, stets von drei, wie er sich ausdrückte, „analogen" Gliedmaßenpaaren gebildet werden, die er, einer eingebürgerten Bezeichnung entsprechend, Mandibel, 1. und 2. Maxille nannte. Von dieser bei den Hexapoden festgestellten Gesetzmäßigkeit aus wurde dann auch in die Mannigfaltigkeit der vorderen Gliedmaßen der übrigen Arthropoden Ordnung gebracht. Die Arthropoden wurden von ihm, der Bezeichnung LINNÉ's entsprechend, als „Insekten" bezeichnet und diese Gruppe in zwei Abteilungen geschieden, die „Hexapoden", die unserem heutigen Insektenbegriff entsprechen, und die „Apiropoden", worunter alle übrigen Gruppen (Krebse, Arachniden, Tausendfüßler usw.) zusammengefaßt wurden. Er wies, um hier nur die Krustazeen zu berücksichtigen, bei ihnen das Vorhandensein „analoger" Mandibeln, 1. und 2. Maxillen nach, stellte bei ihnen, im Gegensatze zu den Hexapoden, die nur ein Antennenpaar besitzen, das Vorhandensein zweier Paare fest und setzte die auf die 2. Maxillen folgenden Extremitäten den Thorakalbeinen der Hexapoden gleich. Da diese gelegentlich bei den Krustazeen bis zu drei Paaren (bei den Dekapoden) den Mundgliedmaßen ähnlich gebaut sind, betrachtete er sie als aus den thorakalen Schreitbeinen der Hexapoden sekundär umgewandelte Gliedmaßen (wenn es erlaubt ist, seine Vorstellung in unserer heutigen Ausdrucksweise wiederzugeben) und nannte sie „mâchoires auxiliaires". Das sind diejenigen Extremitäten, die wir heute noch als „Maxillipeden" bezeichnen und von denen auch wir noch eine sekundäre Umwandlung aus Thorakalbeinen zu akzessorischen Mundgliedmaßen annehmen.

Um SAVIGNY's Anschauung mit seinen eigenen Worten wiederzugeben, mögen einige charakteristische Stellen seiner Arbeit in wörtlicher Übersetzung angeführt werden: „Man findet also am

Munde der Krabbe diejenigen Elemente wieder, die den Mund des hexapoden Insekts zusammensetzen: man findet hier überdies noch andere Elemente, von denen man nur eine Analogie mit den 6 Beinen desselben Hexapoden annehmen kann" (S. 51). „Die Wahrheit ist, daß alle eigentlichen Krustazeen 16 Beine (pattes, lokomotorische Extremitäten) haben. Sie unterscheiden sich untereinander nur durch die Zahl der Beine, die sich in ‚mâchoires auxiliaires' (Maxillipeden) umgewandelt finden. Es sind ihrer 6 bei den Krabben und den übrigen dekapoden Krustazeen, den Asseln, den Bopyren, den Krewetten, den Squillen und allen übrigen, Branchiopoden genannten Krustazeen" (S. 55). „Ich glaube erwiesen zu haben, daß bei den Insekten, die ich Apiropoden nenne, die Organe der Lokomotion den speziellen Organen des Kaugeschäftes helfen oder sie manchmal selbst vollkommen ersetzen. Auf den umgekehrten Fall aber trifft man niemals, und wenn man durch 1000 Beispiele zur Überzeugung gedrängt wird, daß die Thorakalbeine (pattes) oft die Aufgabe der Mandibel und Maxille übernehmen, findet man kein einziges, das zur Anschauung zwingen würde, daß die Mandibel und die Maxille je die Aufgabe von Thorakalbeinen (pattes, lokomotorischen Beinen) besitzen" (S. 66).

Ist es nicht leicht erkennbar, daß diese SAVIGNY'sche Anschauungsweise bei der phylogenetischen Bewertung der Krustazeengliedmaßen noch überall zutage tritt und damit die Auffassung, als ob die Insekten als diejenige Gruppe anzusehen seien, von der aus das Problem der Arthropodengliedmaßen seine Klärung findet? Freilich, bei der heutigen, modernen Darstellung kommt sie nicht mehr rein zum Ausdrucke, sondern in einer verwirrenden Verflechtung mit der um viele Jahrzehnte nachgeborenen phylogenetischen Anschauungsweise. Aber diese hat nicht die SAVIGNY'sche Auffassung verdrängt und ersetzt, sondern sich, wenigstens was die Krustazeenextremitäten anbelangt, sich ihr nur als erneuertes Fundament untergeschoben, ohne dabei auch, wie es notwendig und konsequent gewesen wäre, den Überbau, der in der Konstruktion SAVIGNY's erhalten geblieben ist, zu modifizieren. Freilich weiß man es heute und wird es in allen vergleichend-morphologischen Darstellungen hervorgehoben finden, daß, wie bei den Anneliden so auch bei den Arthropoden das ursprünglich Gegebene eine Homomerie war und daß die bei den einzelnen Arthropodengruppen vorhandene Heteromerie innerhalb jeder Gruppe selbständig und für

jede spezifisch entstanden ist und daß dies insbesondere auch für die Krustazeen, und nicht nur für sie als Gesamtheit, sondern für jede Ordnung der Krustazeen zutrifft. Aber trotz dieses Wissens hat man sich von der auf ganz anderem Boden erwachsenen, von den Insekten hergeleiteten Anschauung bei den Krustazeen nicht freigemacht. Man hält auch heute noch die Regionendreiteilung der Krebse in Kopf, Brust und Abdomen aufrecht, die doch offenbare Beziehungen zu den Insekten aufweist. Man setzt auch heute noch die Grenze der Kopfregion der Krustazeen gleich mit der der Insekten. Man vertritt auch heute noch die Anschauung, daß nur die Kopfgliedmaßen mit der Ernährung primär zu tun haben und daß, wenn dabei hinter den 2. Maxillen gelegene Gliedmaßen mittätig sind und in diesem Sinne spezifisch ausgebildet erscheinen, es sich in ihnen um sekundär zu Mundgliedmaßen umgewandelte Extremitäten, also um Maxillipeden, handelt.

Für diese noch heute allgemein verbreitete Anschauung nur einen Beleg. GIESBRECHT sagt (1921) in der 2. Auflage von LANG's Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere (S. 52): „Ursprünglich von einheitlichem Bau, haben sich die Thoracopodien meistens in zwei Gruppen differenziert, eine hintere, die die lokomotorischen Funktionen beibehielt, und eine vordere, deren Beinpaare in verschiedenem Grade und in verschiedener Weise umgestaltet sind, um der Herbeischaffung der Nahrung, dem Festhalten der Beute (bisweilen auch der Weibchen), als Waffe, als Putzorgan etc. zu dienen. Man unterscheidet die vordere Gruppe als Maxillipeden (Kieferbeine, Maxillarfüße, in manchen Ordnungen zum Teil auch Gnathopodien genannt) von den übrigen als Peräopodien bezeichneten Thoracopodien."

Die ganze alte SAVIGNY'sche Einstellung mit ihrer von den Insekten ausgehenden und sich auf die ganze Gruppe der Arthropoden ausdehnenden Blickrichtung taucht hier wieder auf: Hier wird heute noch ausgesprochen, daß die Kopfgrenze bei den Krustazeen an der gleichen Stelle wie bei den Insekten liegt und die Mundgliedmaßen allein und primär dem Geschäfte der Ernährung dienten; und daß die primäre Funktion der Thorakalbeine lokomotorisch und sekundär ein oder das andere vordere Paar dem Geschäfte der Ernährung dienstbar gemacht worden ist.

Hat sich wirklich trotz all der grundlegenden Wandlungen unserer Anschauungen über das Ähnlichkeitsproblem der Arthro-

podengliedmaßen, das heute nach rein phylogenetischen Gesichtspunkten zu lösen versucht wird, im Laufe von mehr als einem Jahrhundert so wenig geändert, daß für die Auffassung der Krustazeenextremitäten die alte Savigny'sche Anschauung noch weiter zurecht zu bestehen vermag?

Ich glaube nicht. Ich bin der Meinung, daß das Festhalten an ihr ein Hemmnis bedeutet für das Durchdringen einer besser begründeten, unserer heutigen prinzipiellen Einstellung zu solchen Ähnlichkeitsproblemen adäquateren Anschauung, und daß es deshalb notwendig ist, einmal mit Nachdruck darauf hinzuweisen, was für veraltete, überlebte Auffassungen hier noch in Geltung sind und aus welcher unklaren, unausgereiften, schon längst überholten Erkenntnisquelle sie stammen. Ich halte mich für die Inangriffnahme eines solchen Reinigungsprozesses aus dem Grunde für berechtigt, weil ich mich dabei nicht allein auf bloße theoretische Deduktionen zu stützen brauche, sondern an Stelle der Savigny'schen Anschauung eine auf konkretes Tatsachenmaterial basierte Auffassung zu setzen in der Lage bin. Und daß dies hier geschieht, im Anschlusse an die Darstellung des Fangapparates eines Ostrakoden, hat seinen Grund darin, daß sich mit diesen Untersuchungen ein weiterer wichtiger, sich restlos und ungezwungen einfügender Baustein herbeischaffen ließ zu dem Gebäude von Anschauungen über die Formenmannigfaltigkeit der Krustazeenbeine, das sich in mir auf Grund mehrerer Einzeluntersuchungen über Krustazeen-Fangapparate gebildet hat. So weit diese Anschauungen auf Grund der vorliegenden Ergebnisse schon feste Form angenommen haben, seien sie im folgenden kurz dargestellt.

1. Die Urform der Krebse kann keine für die rezenten Krustazeen maßgebende Regionengliederung besessen haben. Insbesondere ist für sie eine gleichmäßige Ausbildung aller echten, zweiästigen Gliedmaßen von den 2. Antennen angefangen bis zum letzten Rumpfbeine anzunehmen. Diese Annahme kann sich auf die Organisationsverhältnisse bei den Trilobiten stützen, die offenbar der Urform der Krebse außerordentlich nahe stehen. Die überaus große Formenmannigfaltigkeit der Krustazeenextremitäten ist schon bisher auf eine dem Phyllopodenbeine nahestehende Ausgangsform zurückgeführt worden. Eine solche Phyllopodenextremität enthält in ihrem komplizierten Aufbau alle wesentlichen Formelemente, die bei der verschieden gerichteten Spezialisierung der Extremitäten in den ver-

schiedenen Krebsordnungen unter Förderung und Weiterbildung der einen Bestandteile bei Unterdrückung und Ausfall anderer die außerordentlich breite Variation der Krustazeen-Extremitäten ermöglichen. Es ist nun von großer Bedeutung, daß wahrscheinlich gemacht werden konnte (Storch 1925 b), daß auch der Gliedmaßenbau der Trilobiten in allen wesentlichen Details dem der Phyllopoden gleicht, daß also den niedersten rezenten und den niedersten überhaupt bekannten Krustazeen der gleiche Bautypus der Extremitäten zukommt.

2. Dabei ist nochmals zu betonen, daß bei den Trilobiten diese Phyllopoden-ähnliche Extremität an allen echte Beine tragenden Metameren, vom Segment der 2. Antennen angefangen bis zum letzten gliedmaßentragenden Rumpfsegment, in gleicher Ausbildung vorhanden ist, ein sehr ursprüngliches Verhalten, das ich als „Euhomopodie" bezeichnet habe (Storch 1925 b). Eine solche Euhomopodie ist bei keiner rezenten Krebsform mehr wiederzufinden, alle rezenten Krustazeen können als heteropod charakterisiert werden. Aber immerhin ist festzustellen, daß bei den verschiedenen Krebsordnungen immer wieder eine über mehr oder weniger zahlreiche Segmente, über eine ganze Region sich ausdehnende Homopodie sich zeigt. Diese Homopodie wird in den ausdrucksvollsten Fällen, wie z. B. bei den Euphyllopoden, den Ctenopoden unter den Cladoceren, bei den Leptostraken, von, den ursprünglichen, den für die Phyllopoden und Trilobiten charakterstischen Bautypus aufweisenden Extremitäten hergestellt. Es ist offenbar, daß hier in diesen beiden Merkmalen, dem Beintypus und der Homopodie, ein altertümliches Verhalten konserviert erscheint.

3. Was nun mindestens ebenso wichtig ist wie diese Feststellungen über die morphologischen Verhältnisse der Extremitäten der Trilobiten und damit der Urkrebse, das ist ihre funktionelle Leistung. Es ist natürlich von vorneherein klar, daß mit der Euhomopodie die heute noch überall durchblickende Annahme unverträglich ist, daß schon beim Urtypus der Krebse eine Funktionsteilung etwa in der Weise vorhanden war, daß die Kopfgliedmaßen im Dienste der Ernährung, die Rumpfgliedmaßen im Dienste der Lokomotion standen. Dagegen ist für die ursprünglichsten unter den rezenten Krebsen, die Euphyllopoden (Anostraken und Notostraken), festzustellen, daß ihre homopoden Thorakalbeine eine Doppelfunktion aufweisen, daß sie nämlich erstens den Nahrungserwerb durchführen, indem sie einen Pumpapparat aufbauen, mit dessen Hilfe sie Wasser in die

Mitte zwischen ihre beiden Beinreihen einsaugen, und indem sie mit Hilfe einer eingebauten Filterapparatur aus diesem Speisewasser Schwebepartikelchen herausfiltrieren und gegen die Mundöffnung nach vorne befördern, und daß sie zweitens — und zwar gleichzeitig mit den rhythmischen Beinbewegungen, durch die dieser Fangapparat betätigt wird — die Lokomotion besorgen. Diese Euphyllopodenbeine zeigen also eine Funktionskoppelung, indem Nahrungserwerb und Lokomotion gleichzeitig geleistet werden (Storch 1925 a).

Die Ähnlichkeit der Trilobiten-Gliedmaßen im allgemeinen Aufbau sowohl als auch in der speziellen Ausstattung mit denen der Euphyllopoden legt den Schluß nahe, daß auch bei den Trilobiten — und damit wohl auch beim Urtypus der Krebse — diese Doppelfunktion, diese Funktionskoppelung gegeben war und daß also infolge der vorhandenen Euhomopodie sowohl die Kopfgliedmaßen als auch die Rumpfgliedmaßen im Dienste der Ernährung und auch im Dienste der Lokomotion gestanden waren (Storch 1925 b). Diesem Umstande ist großes Gewicht beizumessen. Denn wie schon seit langem die Überzeugung herrschte, daß dem komplizierten Bautypus der dem Phyllopodenbeine nahestehenden Extremität der Urkrebse die Omnipotenz zur Bildung aller Varianten der Krustazeengliedmaßen innewohne, insoferne sie alle die zahlreichen, für ein Idealschema des Krebsbeines charakteristischen Bestandteile enthält und die verschiedenartigen vorhandenen Spezialdifferenzierungen nicht durch Hinzubildung, sondern durch Wegfall dieser oder jener Bestandteile zu erklären sind, so ist nun auch durch die Erkenntnis der Doppelfunktion des ursprünglichen Krustazeenbeines eine funktionelle Multipotenz festgestellt, von der aus die funktionelle Spezialisierung, die vielfach bei rezenten Krustazeen zu konstatieren ist, in ganz gleicher Weise ebenfalls durch Fortfall der einen oder der anderen Funktion einfach zu erklären ist.

Auf detaillierte Beispiele für diese Behauptung wird weiter unten eingegangen werden. Doch sei gleich hier darauf hingewiesen, daß von diesem Gesichtspunkte aus die Unhaltbarkeit des heutigen Begriffes „Maxilliped“ offen zutage liegt. Es ist die Anschauung unzutreffend, daß die ursprüngliche Funktion der Thorakalbeine rein lokomotorisch gewesen sei, und es ist demnach ein Umsprung, ein Funktionswechsel von lokomotorischer Tätigkeit zu einer im Dienste der Ernährung bei den als Maxillipeden bezeichneten Gliedmaßen

nicht möglich gewesen. Der Werdegang eines Maxillipeden kann nur so verlaufen sein, daß von der ursprünglichen Doppelfunktion der betreffenden Gliedmaßen die eine, die lokomotorische Komponente, in Wegfall gekommen und die andere, die mit der Ernährung in Beziehung stehende, erhalten geblieben und in dieser Richtung besonders spezialisiert worden ist. Ebenso verhält es sich mit dem Mundgliedmaßen. Sie waren nicht von Anfang an allein zum Zwecke der Ernährung spezialisiert, sondern zeigten ebenfalls die doppelte Leistung der Lokomotion und der Ernährung und sind nur fast durchgängig bei den rezenten Krustazeen der lokomotorischen Leistung verlustig gegangen, während ihnen die Leistung im Dienste der Ernährung in dieser oder jener spezialisierten Form verblieben ist. Daß es aber auch noch unter den rezenten Krebsen Formen gibt, bei denen den Mundgliedmaßen die ursprüngliche Doppelfunktion erhalten geblieben ist, wird weiter unten an einigen Beispielen aufgezeigt werden.

4. Der ursprünglich gleichartige Bau, wie er in der Euhomopodie der Trilobiten und der Homopodie der Thorakalbeine der Euphyllopoden und Ctenopoden vorliegt, bedingt natürlich eine besondere Form des von den Gliedmaßen zusammengesetzten Nahrungserwerbsmechanismus (des sogenannten Fangapparates). Ein solcher ist eine komplizierte Einrichtung, die aus einer Anzahl harmonisch zusammengebauter Teilmechanismen besteht (Pumpeneinrichtung, Filtereinrichtung, Klappen und Ventile, Vorbringevorrichtungen zur Beförderung der herausfiltrierten Nahrung nach vorne in Richtung zur Mundöffnung). Es ist klar, daß bei Homopodie jede Gliedmaße zum Aufbau jedes dieser Teilmechanismen ihren gleichen Beitrag zu leisten hat und natürlich auch funktionell an jedem dieser Teilgeschehen gleichmäßig beteiligt ist. So kommt es, daß die Zahl der am Aufbau eines solchen Fangapparates zusammentretenden Extremitäten wechselnd sein kann, daß zum Beispiel bei den Trilobiten und Notostraken sehr viele, bei den Anostraken nur 11, bei Ctenopoden nur 6 Gliedmaßen daran teilnehmen und daß insbesondere vielfach in der Ontogenese durch allmählichen Zuwachs von Extremitäten sich die Zahl der daran beteiligten Gliedmaßen vermehrt (Euphyllopoden, Trilobiten). Ein solches Fangapparatsystem kann demnach als o f f e n e s bezeichnet werden, insofern als die es zusammensetzende Gliedmaßenzahl unbestimmt und einer Vermehrung fähig erscheint. Es ist als a d d i t i v

zu bezeichnen, da jedes Gliedmaßenpaar den gleichen Beitrag zu jeder Teilfunktion leistet und die Gesamtleistung eines solchen Fangapparates aus der Summe der Leistungen der einzelnen Gliedmaßenpaare sich zusammensetzt. Einen Fangapparat mit solchen Eigenschaften habe ich als stichethidisch bezeichnet, und zwar als holostichethidisch, wenn er, wie bei den Trilobiten, alle Gliedmaßen umfaßt, also mit Euhomopodie einhergeht, als metastichethidisch, wenn er, wie bei den Euphyllopoden und den Ctenopoden, nur mit Homopodie der Rumpfgliedmaßen einhergeht. In bezug auf die näheren Details des Baues und der Funktion eines solchen stichethidischen Fangapparates muß ich auf die speziellen Beschreibungen verweisen (Storch 1925 a, 1925 b, 1929 a, Storch und Pfisterer 1925). Es sei noch betont, daß der Besitz eines solchen stichethidischen Fangapparates meiner Meinung nach nicht als eine Sonderspezialisierung primitiver Krebse, wie der Trilobiten und Euphyllopoden, zu betrachten sei, sondern als ein Organisationsmerkmal, das auch den Urkrebsen zukam und das, wie wir weiter hören werden, als die Grundlage aufzufassen ist, von der die übrigen Spezialisierungen in den verschiedenen Krebsordnungen ihren Ausgang genommen haben. Durch einige, heute schon genauer untersuchte Beispiele sei diese Auffassung näher begründet.

5. Die Funktionskoppelung von Ernährung und Lokomotion, die bei den Trilobiten gegeben ist, ist unter den rezenten Krebsen nur mehr an den Rumpfbeinen der Euphyllopoden in ursprünglicher Form erhalten. Die Kopfgliedmaßen haben bei ihnen den homopoden stichethidischen Bau aufgegeben und sich morphologisch und funktionell verschieden spezialisiert. Eine lokomotorische Leistung ist bei ihnen gänzlich geschwunden, die eigentlichen Mundgliedmaßen (Mandibel, 1. und 2. Maxille) stehen wohl noch im Dienste der Ernährung, haben aber nur mehr eine Teilfunktion über, nämlich die Nahrungsaufnahme. Sie dienen bloß der Behandlung und der Beförderung der durch den Fangapparat eingesammelten Nahrungspartikelchen in den Mund. Bei den Cladoceren dagegen finden wir noch differenziertere Verhältnisse. Den hier an Zahl sehr eingeschränkten Thorakalbeinen erscheint die lokomotorische Leistung genommen, sie ist im wesentlichen den 2. Antennen übertragen. Wir müssen diese als Extremitäten auffassen, die ihre ursprüngliche Teilnahme am Geschäfte der Ernährung aufgegeben und sich in

Richtung ihrer früheren zweiten Funktion, der Lokomotion, spezialisiert haben. Die Mundgliedmaßen der Cladoceren haben — bei teilweise weitgehender Reduktion — die gleiche Teilfunktion der Ernährung wie bei den Euphyllopoden, nämlich die Nahrungsaufnahme, über. Die Thorakalbeine sind durchwegs dem Dienste des Nahrungserwerbes gewidmet, zeigen aber bei den einzelnen Gruppen eine verschiedene Spezialisierung und Verwendung. Bei den ursprünglichsten, den Ctenopoden, ist die primäre Stichethidie erhalten geblieben, mit geringfügigen Veränderungen, die mit dem Fortfall ihrer lokomotorischen Leistung zusammenhängen. Bei den anomopoden Cladoceren hat die Fangapparattätigkeit der Thorakalbeine eine wichtige Weiterbildung erfahren, wozu ihnen offenbar durch den Wegfall der lokomotorischen Leistung, durch die alleinige Widmung zum Fanggeschäfte der Weg freigegeben worden war. Bei ihnen ist an Stelle der Homopodie eine Anomopodie der Thorakalbeine, eine verschiedene morphologische Ausbildungsweise jeder der einzelnen Extremitäten, getreten. Sie steht im Zusammenhange mit einer ungleichen Aufteilung der verschiedenen Teilleistungen, aus der sich die Gesamtleistung eines solchen Fangapparates zusammensetzt, auf verschiedene Beine und Beinteile. Dadurch hat dieser Fangapparat den Charakter des Additiven verloren, er präsentiert sich als eine i n t e g r i e r t e Einheit. Die Zahl der Gliedmaßen, die an seinem Aufbau teilhaben, ist bestimmt, ein allmählicher Zuwachs von Gliedmaßen hier unmöglich. Er muß als Ganzes fertig sein, wenn er in Funktion tritt. Derartig weiterentwickelte Fangapparate, die in vielen Details ihr Herkommen von stichethidischen dokumentieren, habe ich als x y n e t h i d i s c h e Fangapparate bezeichnet. Solche xynethidische Fangapparate anomopoder Cladoceren sind beschrieben bei *Daphnia* (Storch 1924), bei *Chydorus* (Franke 1925) und bei *Bosmina* (Graf 1930). Eine dritte Verwendungsweise im Dienste der Ernährung finden die Thorakalbeine bei den räuberischen Cladoceren (den Haplopoden und Onychopoden). Bei diesen Tieren hat sich im wesentlichen die ursprüngliche Homopodie erhalten, doch besitzen die Thorakalbeine nicht mehr die für einen Fangapparat charakteristische rhythmische Bewegungsweise und die damit in Zusammenhang stehende automatische, wahllose Art und Weise des Einfangens der Nahrung. Sie werden nur gelegentlich betätigt, und zwar dann, wenn auf eine noch nicht näher bekannte Weise (wahrscheinlich durch die bei

ihnen außerordentlich gut ausgebildeten Augen) die erreichbare Nähe eines Beuteobjektes perzipiert wird. Sie sind keine Filtrierer, die sich mit kleinsten Nahrungsobjekten begnügen, sondern sie packen nach größeren Beuteobjekten zu. Damit eben dokumentieren sie sich als Räuber. Ihre Brustbeine sind dementsprechend umgeformt. Alle Bestandteile derselben, die zum Einpumpen und Filtrieren des Wassers früher vorhanden waren, sind rückgebildet, dafür sind andere Spezialisierungen aufgetreten, die sie zu ihrer neuen Betätigungsweise geeignet machen. Aber es ist dem Baue dieser Beine das Herkommen von Fangapparatbeinen noch deutlich anzusehen.

Wenn die Verwendung des Begriffes „Maxilliped" konsequent gehandhabt worden wäre, hätten die Rumpfbeine aller Cladoceren als solche bezeichnet werden müssen. Denn sie stehen alle ausschließlich im Dienste der Ernährung und haben dadurch engere Beziehungen zu den Mundgliedmaßen. Man käme so zu der paradoxen Anschauung, daß diese Extremitäten, die stets in ihrer morphologischen Ausbildung als dem Urbild des Krustazeenbeines sehr nahestehend betrachtet werden, als von lokomotorisch wirksamen und daher wohl schon spezialisierten Extremitäten abgeleitet hätten angesehen werden müssen.

6. Zur weiteren Stützung der hier vertretenen Anschauung ist es jedoch notwendig, auch innerhalb anderer Krebsordnungen nach Belegen dafür zu suchen, daß dem Organisationsschema der Krebse ursprünglich ein holo-stichethidischer Fangapparat zugrundegelegen hat. Von wesentlicher Bedeutung dafür wird es sein, den Nachweis zu erbringen, daß die Kopfgliedmaßen, die durchgehends bei den Phyllopoden eine einseitige Spezialisierung erfahren haben, in anderen Fällen bei rezenten Formen in Bau und Funktion ihre engere Beziehung zu der bei der Urform angenommenen Ausbildung erkennen lassen.

Ein schönes Beispiel dafür bilden die Copepoden. Genauer untersucht ist hier *Diaptomus* (STORCH und PFISTERER 1925), der zu den primitiveren Formen (Gymnopleen) gehört. Hier hat sich eine ganz andere Funktionsaufspaltung, eine andere Teilung der ursprünglich allen Extremitäten zukommenden Funktionskoppelung entwickelt. Die Thorakalbeine sind nur mehr rein lokomotorisch tätig und zeigen dabei noch ausgesprochen homopoden Bau; sie haben eine Funktionseinschränkung und eine damit einhergehende

Vereinfachung des Baues erfahren, die beide ihre Leistungsfähigkeit nur in dieser Richtung gefördert haben. Die Kopfgliedmaßen inklusive eines „Maxillipeden“ dagegen sind als Fangapparatbeine erhalten geblieben und in dieser Richtung von einem stichethidischen zu einem xynethidischen System weitergeführt worden. Das bei *Diaptomus* besonders Interessante liegt darin, daß einige dieser Gliedmaßen sich auch noch eine gewisse, wenn auch rudimentierte lokomotorische Leistungsfähigkeit erhalten haben. In gewissen feineren Details, wie z. B. in der Art und Weise, wie der Strom des Speisewassers im Fangapparat verläuft und anderes, lassen sich noch engere Beziehungen zur ursprünglichen Fangapparattätigkeit nachweisen. Wenn man als den zentralen Teil eines xynethidischen Fangapparates dasjenige Bein betrachtet, das die Filtereinrichtung beistellt, um das sich dann die übrigen notwendigen Teilmechanismen gruppieren, so ist bei den Copepoden als solches die 1. Maxille namhaft zu machen, während z. B. im Daphnidenfangapparat das 3. und 4. Thorakalbein diese Rolle spielen. Man hat darin ein Maß, um wieviel weiter der Fangapparat von *Diaptomus* gegenüber dem von *Daphnia* nach vorne verlagert erscheint, oder anders ausgedrückt, welche Extremität die ursprüngliche Bauart und Funktion sich am weitgehendsten erhalten hat. Es ist alle Wahrscheinlichkeit vorhanden, daß dieser eigenartige xynethidische Fangapparat der Copepoden sich aus der ursprünglichen Grundlage des typischen holostichethidischen Fangapparates herausentwickelt hat. Im wesentlichen übereinstimmende Fangapparate finden sich bei *Boeckella* (Bennet 1927) und bei *Calanus* (Cannon 1928), wie überhaupt dieser Typus eines Fangapparates eine weite Verbreitung innerhalb der gymnopleen Copepoden zu haben scheint.

Von besonderem Interesse ist der Umstand, daß die zu *Diaptomus* gehörige Naupliuslarve ebenfalls einen Fangapparat besitzt. Dieser ist jedoch wesentlich primitiver gebaut als bei der erwachsenen Form und zeigt noch sehr enge Beziehungen zum ursprünglichen Phyl[illegible]podenfangapparat. Als Fangapparatbeine sind hier die 2. Antennen und die Mandibeln namhaft zu machen und sie zeigen die ursprüngliche Funktionskoppelung in vollem Grade, insoferne als diese Gliedmaßen auch die lokomotorischen Organe darstellen. Was die Bauart des Fangapparates betrifft, so ist er als stichethidisch zu bezeichnen. Die beiden Extremitätenpaare sind in allen wichtigen Details gleich gebaut, so daß man von weitgehender Homopodie sprechen kann.

Wenn man nun dazu berücksichtigt, daß durch die ganze Naupliusperiode hindurch allein diese Beine als funktionierende Gebilde vorhanden sind, während weitere Extremitäten in den späteren Stadien wohl auftreten, aber dabei einstweilen funktionslose Wachstumsgebilde, einfache Morphen sind, so könnte man von einem holostichethidischen Fangapparate sprechen. Und dabei haben wir den für die hier vertretene Anschauung wichtigen Fall vor uns, daß wir in diesen Larven Tiere vor uns haben, bei denen die vordersten Extremitäten, die 2. Antennen und die Mandibeln, noch in ganz ähnlicher Weise funktionieren wie bei den Trilobiten und den Urkrebsen (Storch 1928).

Von besonderem Interesse ist der Fall von *Diaptomus* auch deshalb, weil hier im Laufe der ontogenetischen Entwicklung ein stichethidischer Fangapparat von einem xynethidischen abgelöst wird. Während eine allmähliche Weiterentwicklung eines stichethidischen Fangapparates durch Zuwachs weiterer Extremitäten im Laufe der Ontogenese möglich ist, was ja mit der Konstruktionsart, der Additivität, eines solchen zusammenhängt und auch tatsächlich bei den Euphyllopoden verwirklicht erscheint, ist derartiges bei einer Ablösung eines stichethidischen Fangapparates durch einen xynethidischen nicht möglich. Denn, wie schon früher betont wurde, ist ein xynethidischer Fangapparat ein integriertes Ganzes, das, um funktionieren zu können, schon als Ganzes vorhanden sein muß. Dies sehen wir auch bei *Diaptomus* bestätigt. Während der Naupliusperiode, in der der primitive stichethidische Fangapparat allein funktioniert, werden wohl Teile des späteren Fangapparates angelegt und ausgebaut (1. und 2. Maxille, Maxilliped), aber verbleiben einstweilen Morphen. Der tatsächliche Übergang zum xynethidischen Fangapparat geschieht durch eine Metamorphose, die mit der Häutung vom letzten Naupliusstadium zum 1. Copepodidstadium vollzogen wird. Hiermit tritt er als fertiges strukturelles Ganzes auf und hiermit tritt er auch in Funktion (Storch 1928). Ich verhehle mir nicht die Schwierigkeit, die darin liegt, sich eine Vorstellung über die phylogenetische Entwicklung eines xynethidischen Fangapparates aus einem stichethidischen bei dieser Sachlage bilden zu sollen, da wir doch gewohnt sind, uns die phylogenetische Entwicklung in allmählichen Schritten vor sich gehend zu denken, und ein solcher Modus für diesen Fall auf große Schwierigkeiten in der Vorstellung stößt. Aber es handelt sich bei phylogenetischen Betrachtungen doch

wohl nicht so sehr um genaue Rekonstruktionen des Werdeganges der Entwicklung, die immer stark hypothetisch bleiben müssen, als vielmehr darum, die Bande der Ähnlichkeitsbeziehungen aufzuzeigen, auf die hiermit durch die Feststellung der nahen, aufsteigenden Beziehungen zwischen Stichethidie und Xynethidie hingewiesen werden konnte.

Wie der Weg der Entwicklung innerhalb der Copepoden in bezug auf die Ernährungseinrichtungen weiter und über einen rhythmisch betätigten, automatisch einsammelnden Fangapparat hinausgegangen ist zu Verhältnissen, wo durch gelegentliches, von außen veranlaßtes Zupacken der gleichen, nun aber für diese Tätigkeit umgeformten und angepaßten Extremitäten der Nahrungserwerb erfolgt, dafür ist *Cyclops* ein Beispiel. Das hier Interessante ist der Umstand, daß diese Emanzipation von der Fangapparattätigkeit sowohl beim erwachsenen Tiere als auch beim Nauplius gegeben ist. Noch einen Schritt weiter in dieser Richtung haben unter den Süßwasser-Copepoden die Harpacticiden getan (Storch 1928).

7. Der hier im Hauptteil dieser Arbeit ausführlich beschriebene Fangapparat des Ostrakoden *Notodromas* fügt sich in das eben kurz skizzierte Anschauungsgebäude ungezwungen ein. Es ist klar, daß wir diesen als xynethidisch zu charakterisieren haben und daß hier wieder, ähnlich wie bei den Copepoden, die Mundgliedmaßen es sind, die, hier jedoch unter vollem Aufgeben ihrer lokomotorischen Leistung und unter Weiterbildung ihrer ursprünglichen ernährungsbiologischen Betätigung, diesen hochdifferenzierten Fangapparat zusammensetzen. Bei *Notodromas* stellt offensichtlich das Mandibelpaar den Kern des Fangapparates dar. Wir haben in den Mandibeln diejenige Extremität vor uns, die in weitgehendem Ausmaße die ursprüngliche Bauweise und die ursprüngliche Funktion beibehalten hat. Um nur auf einige Ähnlichkeitspunkte hinzuweisen, die zwischen dieser Mandibel und den typischen Fangapparatbeinen der Phyllopoden und wohl auch der Trilobiten bestehen, ist die bis in Details gleiche Ausbildung eines Borstenkammes als Filterfläche und dann der Weg des Speisewassers zu nennen. Hier wie dort treten die Beine in der Abduktionsphase auseinander und saugen dabei das Wasser zwischen sich in den Medianraum ein, hier wie dort auch findet in der Adduktionsphase eine Näherung der Filterkämme statt und es kommt dabei zu einer Druckfiltration, wobei unter Durchpressung von Wasser durch die Filterkämme die Schwebepartikelchen

im Filterraume zurückbehalten werden. Natürlich sind auch gewichtige Unterschiede gegenüber dem einfachen stichethidischen Fangapparat der Phyllopoden vorhanden, dies alles hängt jedoch mit der Weiterentwicklung zur Xynethidie zusammen. Immerhin ist es von grundlegender Bedeutung, daß damit auch innerhalb der Ordnung der Ostrakoden ein Vertreter bekannt geworden ist, der mit Hilfe eines Systems seinen Nahrungserwerb durchführt, das nicht wegzuleugnende Ähnlichkeitsbeziehungen zum Phyllopodenfangapparat aufweist.

Es ist einstweilen innerhalb der drei niedersten rezenten Krebsgruppen (Branchiopoden, Copepoden, Ostrakoden) das Vorhandensein xynethidischer Fangapparate nachgewiesen worden. Bei den Cladoceren, wo bei den primitivsten Vertretern (Ctenopoden) Stichethidie, bei den Anomopoden Xynethidie vorkommt, sind die engen verwandtschaftlichen Beziehungen, die hier zwischen diesen beiden Fangapparatformen bestehen, verhältnismäßig leicht zu erkennen. Beide Fangapparattypen sind von den gleichen Extremitäten, den Thorakalbeinen, gebildet und es sind in den xynethidischen Fangapparaten noch genügend Bauelemente aus dem stichethidischen Typus herübergenommen worden, so daß die engen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den beiden Typen klar ersichtlich sind. Nicht so klar liegen die Verhältnisse bei den Copepoden, wie wir eben erläutert haben. Die Stichethidie der Naupliuslarve steht in weitem Abstande von der Xynethidie der erwachsenen Form und die Verbindungsfäden zwischen den beiden Typen sind nicht deutlich ersichtlich. Das liegt vor allem schon daran, daß bei der Naupliuslarve andere Extremitäten (2. Antenne, Mandibel) als bei der erwachsenen Form (insbesondere 1. Maxille) die den Fangapparat zusammensetzenden Elemente darstellen. Und so wäre es natürlich von Wichtigkeit, wenn, wie hier, der Standpunkt vertreten wird, daß Xynethidie stets Stichethidie zum Vorläufer hat, daß noch weitere, voneinander unabhängige Fälle aufgezeigt werden könnten, wo die Entwicklung eines xynethidischen Fangapparates aus einem stichethidischen offenbar ist.

Wie steht es in dieser Beziehung mit *Notodromas*, mit den Ostrakoden überhaupt? Was *Notodromas* selbst anbelangt, so ist insbesondere eine Tatsache hervorzuheben, die meiner Ansicht nach einen Hinweis darauf darstellt, daß der xynethidische Fangapparat von *Notodromas* in einem stichethidischen seinen Vorläufer besessen

hat. Es sei hier an die auf Bd. IX, S. 194, beschriebenen zwei Filterborstenpaare der 1. Maxillen erinnert, die in Ausbildungsform und Lagerung als ein rudimentierter Filterkamm angesprochen werden können. Auch hier noch haben sie die Bedeutung, herausfiltriertes Material zwischen sich festzuhalten. Sie setzen, wie die Beschreibung gezeigt hat, den Filterraum, der im wesentlichen von den Filterkämmen der Mandibeln gebildet wird, in den Bereich der 1. Maxillen fort und machen so aus ihm ein zusammengesetztes, über zwei Segmente hin sich erstreckendes Gebilde, das also damit ein gewichtiges Merkmal der Stichethidie besitzt. Und es ist an gleicher Stelle hervorgehoben worden, daß auch den 2. Maxillen ähnlich gebaute und gelagerte Borsten zukommen. Man kann wohl darin eine rudimentäre Andeutung dafür erblicken, daß ursprünglich der Filterraum sich über mindestens drei Segmente hinweg ausgedehnt hat und also wohl einmal eine unleugbare Stichethidie vorhanden gewesen war. In dem nun zu einem xynethidischen weiterentwickelten Fangapparate von *Notodromas* sind diese Filterborsten der 2. Maxillen offenbar funktionslos geworden, während die der 1. Maxillen in anderer Weise Verwendung finden, indem sie der Festhaltung und gelegentlichen Entfernung überschüssig aufgesammelten Filtermaterials dienen. Gleichwie *Notodromas* scheinen auch die Gattungen *Cyprois* Zenker, *Newnhamia* King und *Hungarocypris* Vavra, die mit *Notodromas* zusammen von G. O. Sars (1928) zur 4. Gruppe der Cyprinae, den *Notodromides*, zusammengefaßt wurden und deren Mundgliedmaßenbau weitgehende Übereinstimmung aufweist, einen ganz ähnlichen xynethidischen Fangapparat zu besitzen.

Daß die *Notodromides* als Besitzer eines Fangapparates nicht allein unter den Ostrakoden dastehen, dafür sprechen folgende Beispiele, die wohl daraufhin noch nicht untersucht sind, bei denen aber meiner Meinung nach der Bau der maßgebenden Extremitäten mit Deutlichkeit erkennen läßt, daß es sich in ihnen um ernährungsbiologisch ähnliche Formen handelt. Als erstes Beispiel sei die Gattung *Darwinula* Brady u. Norm. angeführt. In Fig. 33 sind die Mundgliedmaßen von *Darwinula Stevensoni* Brady u. Robertson abgebildet. Die Mandibel zeigt einen mächtig entwickelten Borstenkamm, der offenbar in ganz ähnlicher Weise wie bei *Notodromas* als Filterkamm fungiert. Die Endite der 1. Maxille sowohl als auch die sogenannte Kaulade der 2. Maxille zeigen eine große bauliche Übereinstimmung mit den bei *Notodromas* gegebenen Verhältnissen.

Es liegt wohl auch hier die Annahme nahe, daß diese Extremitäten zum Aufbaue eines ganz ähnlichen Fangapparates zusammentreten, wie er bei *Notodromas* vorliegt. Es handelt sich in ihm offenbar um einen xynethidischen Fangapparat. *Darwinula* stellt die einzige Gattung der Familie der *Darwinulidae* (nach G. W. Müller 1926, 277, oder der Subfamilie der *Darwinulinae* (nach Sars 1928) dar und ist bisher mit den *Notodromides* nicht in nähere Beziehung gebracht worden. Ob eine nähere Verwandtschaft zwischen diesen beiden Formengruppen besteht, will ich nicht behaupten, aber auf jeden Fall wäre es notwendig, daß auch dem Baue der Mundgliedmaßen bei der systematischen Gliederung der Ostrakoden mehr Bedeutung beigemessen werde als bisher, wo das Hauptgewicht auf den Bau der Schale und der beiden Antennen gelegt wurde.

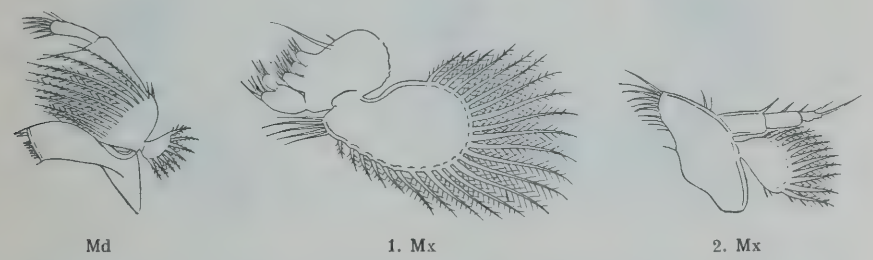


Fig. 33. *Darwinula Stevensoni* Brady und Robertson. Mandibel, 1. und 2. Maxille. Nach G. O. Sars 1928.

Daß aber unter den Ostrakoden noch lebende Formen vorhanden sind, die einen wesentlich primitiveren Fangapparat besitzen, bei denen noch von deutlicher Stichethidie gesprochen werden kann, dafür mögen noch zwei weitere Beispiele angeführt werden. Die eine Form ist die Gattung *Cytherella* Bosquet, die einzige Gattung der Familie der *Cytherellidae*. In Fig. 34 sind die Mundgliedmaßen von *Cytherella abyssorum* G. O. Sars dargestellt. Hier besitzen sowohl die Mandibeln als auch die 1. Maxillen einen mächtig entwickelten Borstenkamm, die offenbar beide nur als Filterkämme zu fungieren vermögen. Der Bau dieser Extremitäten zeigt, abgesehen von Größenunterschieden, die insbesondere in bezug auf die Exopoditen (die sogenannten Atemplatten) ganz bedeutend sind, und abgesehen von der hier nur schwach ausgebildeten Kaulade der Mandibel, so weitgehende Übereinstimmung, daß man hier fast von einer nur geringfügig gestörten Homopodie sprechen kann. Diese

kommt einem ganz zu Bewußtsein, wenn man die sonst durchgehend bei den Ostrakoden gegebenen großen Unterschiede im Baue von Mandibel und 1. Maxille damit vergleicht. Man vergegenwärtige sich z. B. den Bau dieser Gliedmaßen bei *Notodromas* (Fig. 1)! Hinzu kommt aber weiter noch, daß bei *Cytherella* auch die 2. Maxille den gleichen Grundbau aufweist wie die beiden genannten Extremitäten. Auch an der 2. Maxille ist, nach den in der Literatur vorliegenden Abbildungen, noch ein, wenn auch nur aus vier Borsten

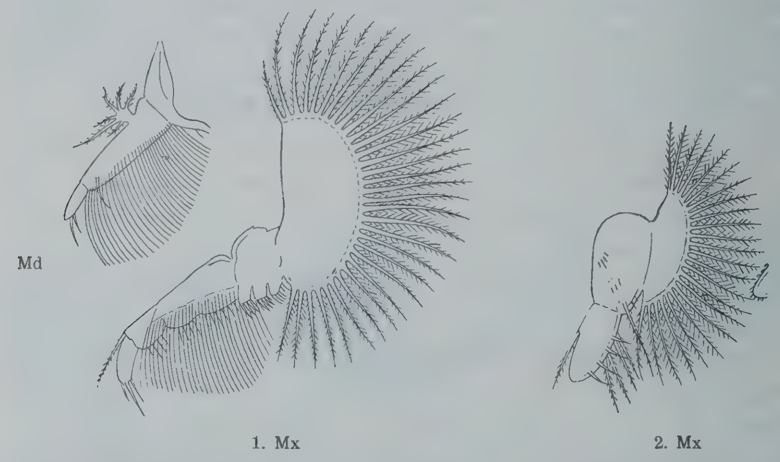


Fig. 34. *Cytherella abyssorum* G. O. Sars. Mandibel, 1. und 2. Maxille. Nach G. O. Sars 1828.

bestehender Filterkamm vorhanden, bei gleicher Grundrißausbildung der ganzen Extremität und bei gleicher Lagerung dieses Borstenkammes wie bei Mandibel und 1. Maxille. Die Ähnlichkeit zwischen diesen drei Extremitäten ist dadurch noch besonders groß, daß auch an der 2. Maxille ein mächtiger Exopodit vorhanden ist. Man kann hier wohl mit einem gewissen Rechte von einer, wenn auch nur andeutungsweisen, so doch durchblickenden Homopodie aller drei Mundgliedmaßen sprechen! Und ich glaube wohl, daß, wenn einmal die Möglichkeit vorhanden sein wird, diese Form wenn tunlich auch lebend einer genaueren Untersuchung zu unterziehen, dann das Vorhandensein eines im wesentlichen typischen stichethidischen Fangapparates nachgewiesen werden könnte, der weitgehende Übereinstimmung mit den im Phyllopodenfangapparate vorliegenden Verhältnissen erkennen ließe.

Ähnliche, doch nicht ganz so ursprüngliche Verhältnisse scheinen mir bei der Gattung *Asterope* PHILIPPI vorzuliegen. Fig. 35 gibt die Mundgliedmaßen von *Asterope Mariae* BAIRD wieder. An der Mandibel dieser Form ist auffällig, daß die Zahl der Filterborsten anscheinend auf zwei reduziert ist, die 1. Maxille dagegen zeigt einen Filterkamm von mächtiger Ausbildung, ähnlich wie bei *Cytherella*, und auch die 2. Maxille besitzt offenbar einen Filterkamm von so guter Ausbildung, wie er sonst nirgends bei Ostrakoden vorkommt, wenn auch die Filterborsten hier verhältnismäßig kurz sind. Soweit man hier imstande ist, aus bloßen Umrißskizzen der Extremitäten, ohne Kenntnis ihrer topographischen Verhältnisse, auf ihre funktionelle Leistung zu schließen, scheint mir auch

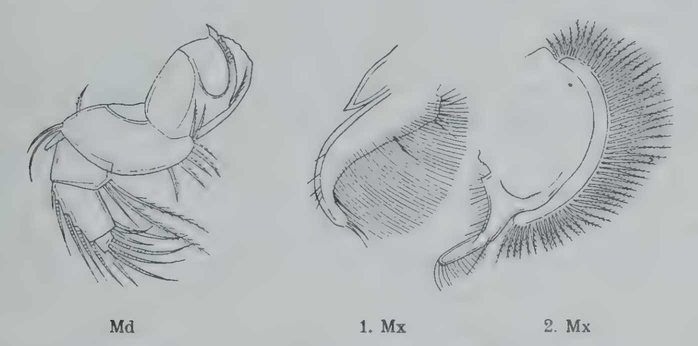


Fig. 35. *Asterope Mariae* Baird. Mandibel, 1. und 2. Maxille. Nach G. O. Sars 1928.

bei *Asterope* noch ein im wesentlichen stichethidischer Fangapparat vorzuliegen. Insbesondere ist die Homopodie von 1. und 2. Maxille noch sehr weitgehend, während die Mandibel in ihrem Baue von offenbar ursprünglichen Verhältnissen stärker abweicht. Man könnte der Meinung sein, daß hier das Zentrum des Fangapparates sich um ein Segment nach hinten, auf die 1. Maxille, verschoben hat, daß die Beteiligung der Mandibel am Aufbaue des Fangapparates eine Reduktion erlitten hat, welche auch in der Morphologie dieser Extremität zum Ausdrucke kommt, daß aber im großen und ganzen noch stichethidische Verhältnisse vorherrschen, mit einer gewissen Tendenz zur Xynethidie, bei der jedoch im Gegensatze zu *Notodromas* die 1. Maxille ins Zentrum des Fangapparates gerückt erscheint.

Wenn auch noch alle genaueren Unterlagen fehlen, um die hier ausgesprochenen Mutmaßungen als zurecht bestehend erweisen zu können, wozu umfassende spezielle Untersuchungen vonnöten sein

werden, so glaube ich doch, daß aus diesen kurzen Hinweisen hervorgeht, daß wir es in den Ostrakoden mit einer Gruppe von Krebsen zu tun haben, bei der sich der von mir angenommene Entwicklungsweg von Stichethidie zu Xynethidie und zumeist darüber hinaus zu einer Ernährungsbiologie, in der der typische Fangapparat mehr oder weniger vollständig aufgegeben erscheint, mit voller Deutlichkeit wird nachweisen lassen. Die meisten der Süßwasser-Ostrakoden zum Beispiel, die allein biologisch etwas besser bekannt sind, sind omnivor, benagen pflanzliche und tierische Stoffe, faulende und frische (Müller 1926/27). Sie gehören fast durchwegs den Cypriden an, zu denen auch *Notodromas* zählt. Wenn man die Darstellung des Ernährungsvorganges, wie sie für eine Form, für *Pionocypris (Cypridopsis) vidua*, von Cannon (1926) gegeben wurde — sie ist ein Schlammfresser —, vergleicht mit den Verhältnissen der ihr nahe stehenden *Notodromas*, so ist — ohne daß ich auf Details des Vergleiches hier eingehen will — ohne weiteres zu erkennen, daß hier nahe verwandtschaftliche Beziehungen herrschen, daß also, wie es meine Auffassung ist, sich die anderen bei den Cypriden vorliegenden Ernährungsmodi von einem xynethidischen Fangapparate ableiten lassen, der dem von *Notodromas* nahesteht. Und wenn weiter, wie es die obigen Beispiele von *Cytherella* und *Asterope* nahelegen, das Vorhandensein von stichethidischen Fangapparaten, die denen der Phyllopoden nahestehen, bei Ostrakoden nachzuweisen sein wird, so wird gerade diese Krebsgruppe eine der wichtigsten Stützen für meine Anschauung über die Grundlage und Entstehung der Formenmannigfaltigkeit der Krustazeenextremitäten bieten. Wenn die Ostrakoden auf die Morphologie und Physiologie ihrer Ernährungseinrichtungen näher untersucht sein werden, dann wird es wohl auch notwendig sein, diese Verhältnisse bei der systematischen Gliederung der Gruppe mit zu berücksichtigen. Ich gehe einstweilen auf die systematische Stellung der Tiere, bei denen nach den obigen Angaben auf das Vorhandensein eines Fangapparates geschlossen werden kann, nicht näher ein. Das System der Ostrakoden ist heute noch ein sehr labiles. Meiner Ansicht nach sind Tiere, die einen Fangapparat besitzen, mit einem wichtigen primitiven Merkmal ausgestattet, und dieses Merkmal ist als um so ursprünglicher zu werten, je mehr der Fangapparat sich der Stichethidie nähert. Um aber dieses Prinzip in die systematische Gliederung mit einzubauen, sind weitere Untersuchungen in dieser Richtung abzuwarten.

Hier ist auch die Stelle, wo auf einen die Ostrakoden betreffenden Streitpunkt eingegangen werden muß. Wie schon früher erwähnt, ist die Frage strittig, ob die auf die 1. Maxille folgende Extremität als 2. Maxille zu betrachten ist, oder ob diese Gliedmaße bei dieser Krebsgruppe ausgefallen und das auf die 1. Maxille folgende Bein als 1. Thorakalfuß anzusehen ist. Hauptvertreter der ersten Anschauung ist G. W. Müller (1926/27 außer früheren Publikationen), der sie folgendermaßen begründet: Während in der Entwicklung mit jeder Häutung eine Extremität zuwächst, erleidet diese regelmäßige Zunahme einmal eine Unterbrechung. Es erscheint im 3. Stadium keine neue Extremität, und diese Tatsache zwingt nach Müller zur Annahme, daß hier eine ausgefallen sei. Es ist dies die 5. Extremität, nämlich die 2. Maxille. Dieser Auffassung haben sich unter anderen Klie (1926) und, mit ausdrücklicher, selbständiger Begründung, Alm (1915) angeschlossen. Giesbrecht (1921) dagegen tritt für die Maxillennatur dieser Extremität ein und neuerdings hat Cannon (1925, 1926) ein sehr beweiskräftiges Argument für diese Auffassung beigebracht. Er konnte nämlich zeigen, daß sich im Segment der zweiten postmandibulären Gliedmaße ein typisches exkretorisches Segmentalorgan entwickelt, und hält diese Tatsache mit Recht für ein klares Zeugnis, daß diese Extremität eine richtige 2. Maxille darstellt.

Diese Feststellung ist, wie einzusehen ist, von grundlegender Bedeutung für die von mir vertretene Anschauung. Denn es kann bei Ostrakoden nur unter der Bedingung ein richtiger ursprünglicher, über drei Segmente hinaus sich erstreckender stichethidischer Fangapparat angenommen werden, wie ich es bei *Cytherella* und *Asterope* für wahrscheinlich erachte, wenn die 3. daran beteiligte Extremität eine richtige Maxille ist. Wäre diese 3. Extremität wegen Ausfalles der 2. Maxille als 1. Thorakalbein aufzufassen, so würden, selbst wenn bei einem Ostrakoden eine einem stichethidischen Fangapparat ähnliche Ernährungseinrichtung nachweisbar wäre, doch sekundäre Verhältnisse vorliegen und meiner Auffassung dadurch mannigfache Schwierigkeiten entgegentreten. Es müßte als Vorläufer eines solchen sekundären stichethidischen Fangapparates ein Zustand angenommen werden, durch den die Reduktion und der Ausfall der 2. Maxille erklärbar würde. Und ein solcher Zustand kann niemals ein primärer stichethidischer Fangapparat sein, denn es werden sich kaum Gründe aufzeigen lassen, daß mitten aus einem solchen Fangapparat

heraus ein Extremitätenpaar eine Rückbildung erfährt. Dagegen spricht umgekehrt wieder die große Ähnlichkeit, die die 2. postmandibuläre Extremität bei *Asterope* und auch bei *Cytherella* mit der 1. Maxille aufweist, an sich schon dafür, daß es sich in ihr um eine 2. Maxille handelt, insbesondere wenn man eine der Phyllopodenextremität ähnliche Bauweise für ursprünglich hält. Denn dann bekunden sich bei beiden genannten Formen sowohl die 1. Maxille als auch die nachfolgende Extremität von verhältnismäßig ursprünglicher Bauart, und es wäre dann nicht gut verständlich, worin die Ursache gelegen haben mag, daß eine zwischen zwei primitiv gebauten Extremitäten gelegene Gliedmaße zum Ausfalle gekommen sei. So spricht meiner Meinung nach doch alles dafür, daß die Gliedmaßenaufeinanderfolge bei den Ostrakoden ganz regulär ist und daß demnach auch die Möglichkeit vorhanden ist, daß sich bei einer oder der anderen Form ein noch verhältnismäßig primitiver, stichethidischer Fangapparat erhalten hat.

Da nach allen vorhandenen Angaben die postembryonale Entwicklung der Ostrakoden ohne abrupte Metamorphose, sondern in allmählichen, von Häutung zu Häutung schrittweise vor sich gehenden Veränderungen hin zum erwachsenen Tiere erfolgt, so wäre es natürlich von großem Interesse, diese Entwicklung von *Notodromas* insbesondere in Hinsicht auf die Entstehung ihres xynethidischen Fangapparates näher kennenzulernen. Eine derartige Untersuchung muß der Zukunft vorbehalten bleiben.

8. Nach diesen Erörterungen allgemeiner und vergleichender Natur ist wohl, trotzdem die notwendigen speziellen Untersuchungen noch nicht sehr weit gediehen sind, die von mir vertretene Anschauung als einigermaßen fundiert zu betrachten, daß nämlich dem Organisationstypus der Krustazeen ein primitiver holostichethidischer Fangapparat zugrunde liegt, wie er von mir für die Trilobiten wahrscheinlich gemacht werden konnte. Wenn auch nähere Untersuchungen einstweilen nur auf die drei niedersten rezenten Gruppen, die Branchiopoden, Copepoden und Ostrakoden, beschränkt geblieben sind, so hat sich diese Hypothese hier doch als aussichtsreiches Arbeitsprinzip erweisen lassen. Filtrierende Fangapparate sind in allen diesen drei Gruppen in verschiedener Ausbildungshöhe festgestellt worden. Unter sich zeigen sie, trotz vielfach differenten und spezifischen Gepräges, doch so viele gemeinsame Züge, daß ihre Ableitung von einem primitiven, den Urkrebsen zukommenden Typus

nicht von der Hand zu weisen ist. Was jedoch bei den Fangapparaten der rezenten Krebse besonders auffällig erscheint, ist der Umstand, daß ihre Segmentzugehörigkeit innerhalb der einzelnen Gruppen außerordentlich wechselnd erscheint. Während der Fangapparat bei den Branchiopoden von den Thorakalbeinen aufgebaut ist, handelt es sich bei den Copepoden und Ostrakoden darin um verschiedene vordere Extremitäten: beim *Diaptomus*-Nauplius um 2. Antenne und Mandibel, beim erwachsenen *Diaptomus* im wesentlichen um die 1. Maxille unter Beihilfe von Mandibel, 2. Maxille und Maxilliped, bei *Notodromas* um die Mandibel unter Beihilfe von 1. und 2. Maxille, und auch bei den übrigen Ostrakoden, soweit bei ihnen das Vorhandensein eines Fangapparates wahrscheinlich gemacht werden kann, sind dabei die gleichen Extremitäten im Spiele. Wenn bei dieser wechselnden Lage den verschiedenen Fangapparattypen eine gemeinsame Ausgangsbildung bei der Urform zugrunde gelegen haben soll, so kann es sich nur um einen über den ganzen Körper sich erstreckenden Fangapparat handeln, wie er offenbar den Trilobiten zu eigen war. Dieser war dann der Mutterboden, aus dem sich alle die verschiedengestaltigen und verschieden gelagerten Typen herausentwickeln konnten. Eine Teilung in Regionen kann hier bei den Gliedmaßen nicht gegeben gewesen sein, insbesondere keine Teilung in Kopf- und Rumpfgliedmaßen, ebensowenig wie eine Individualisierung der Kopfgliedmaßen, wie wir sie heute noch in der Nomenklatur zum Ausdrucke bringen. Daß keine fixe Kopfgrenze gegeben war, zeigt der Fall der Copepoden mit ihrem einen Maxillipeden und werden bei näherer Analyse wohl auch die anderen Fälle zeigen, wo ein oder mehrere Maxillipeden vorkommen.

Es kann in diesem Zeitpunkte nicht daran gedacht werden, alle die fossilisierten, überholten Anschauungen, die in der heute geläufigen Nomenklatur der Krustazeengliedmaßen festgelegt sind, durch Einführung neuer Ausdrücke vollständig zu unterdrücken. Das ist auch keine so wichtige Aufgabe. Viel wichtiger erscheint es, den Gegebenheiten nachzugehen, deren genauere Kenntnis es ermöglichen würde, das Problem der Krustazeengliedmaßen in neuer Richtung in Angriff zu nehmen und unter neuen Gesichtspunkten eine Bewältigung ihrer Formen- und Funktionsmannigfaltigkeit zu versuchen. Die ersten Schritte auf einem solchen, anscheinend aussichtsreichen Wege sind hiermit gegangen worden, es wird noch viel Arbeit und Mitarbeit erforderlich sein, um zu erkennen, ob dieser Weg der richtige ist und zum Ziele führen wird.

VI. Zusammenfassung.

1. Die konstituierenden Elemente des Fangapparates von *Notodromas monacha* werden von den Mundgliedmaßen (Mandibel, 1. und 2. Maxille) beigestellt. Außerdem sind an seinem Aufbaue in integrierender Weise die Vorder- und die Hinterlippe beteiligt. Einen guten Überblick über den Gesamtaufbau und das normale Getriebe desselben am lebenden Tiere erhält man an Hand eines sogenannten Klemmpräparates; das Objekt ist hier durch einen Kunstgriff zwischen Objektträger und Deckglas in Dorsallage geklemmt, wobei durch den Deckglasdruck die beiden Schalenklappen soweit zum Klaffen kommen, daß der Fangapparat als Ganzes übersehen werden kann (Fig. 2).

2. Die wesentlichen Bestandteile des Fangapparates sind folgende: Von den Borstenkämmen der Mandibeltaster, die mit die Borstenzwischenräume überbrückenden Fiederhärchen versehen sind, so daß durch sie aus den Borstenkämmen dichte Filterwände werden, wird in der Adduktionsphase, wobei die beiden Filterwände sich bis zur Berührung ihrer Ventralkanten nähern, ein abgeschlossener Filterraum gebildet, dessen dorsale Begrenzung die Vorderlippe darstellt. Doch klaffen im Filterraume noch Lücken, die auf folgende Weise zur Abdichtung gebracht werden: An den Mandibeltastern sind außer den Filterborsten an den Endgliedern noch Borsten anderer Art vorhanden, die sich in der Adduktionsphase zu einer doppelten vorderen Verschlußwand zusammenlegen, die sogenannten vorderen und hinteren Verschlußborsten. Zwischen diese beiden Verschlußwände greift der vordere Haarsaum der Vorderlippe ein, so daß dadurch die Dichtigkeit des vorderen Abschlusses des Filterraumes erhöht wird. Ein vorderer ventraler Zwickel zwischen den Filterwänden wird weiter durch die Endglieder der Mandibeltaster und deren sogenannte ventrale Verschlußborsten ausgefüllt. Überdies wird noch vorne seitlich, wo die Filterwände an die Vorderlippe herantreten, für einen dichtenden Abschluß durch eine dorsale, lappenartige, mit einem Haarsaum versehene Verbreiterung des vorletzten Gliedes des Mandibeltasters Vorsorge getroffen.

3. Auch nach hinten zu ist der Filterraum, dessen Filterwände bei extremer Schließung der Mandibeltaster bis über den Eingang in den Mundvorraum reichen, durch besondere Einrichtungen, die zum Teile von der Hinterlippe, zum Teile von den 2. Maxillen beigestellt werden, zu einem dichtenden Abschlusse gebracht. Die Hinterlippe ist

zu beiden Seiten in einen bogenförmigen, das Hinterende der Vorderlippe umgreifenden Flügel ausgezogen, der einen dichten Saum von einzeilig gestellten, striemenförmigen Haaren trägt und der hier als Teilverschluß wirkt. Ventral davon greift der Terminalrand der Basalglieder der 2. Maxillen herüber, der sogenannte Kaurand, der durch eine besondere Borstenausstattung ausgezeichnet ist. Diese Borsten ergänzen den hinteren Abschluß des Filterraumes.

4. Die 1. Maxillen, die sich mit ihrem Terminalrand von außen an die Filterwände anlegen, tragen hier einen enditenförmigen Maxillartaster und drei Enditen. Alle vier Bildungen sind mit verschiedenartigen Borsten ausgestattet. Die 1. Maxille hat eine Doppelfunktion. Zum Teile trägt auch sie dazu bei, den ventralen Zusammenschluß der Filterwände im hinteren Bereiche zu verstärken. Diesem Zwecke dienen die Borsten des Maxillartasters, die über die ventralsten Borsten der Filterwände hinübergreifen, dann die eigenartigen Fächerborsten des 1. Enditen, die sich von der Seite her an die ventralen Borsten der Filterwände anlegen und sie zu dichtendem Verschlusse zusammenpressen. Zum anderen Teile dienen sie als Kehr- und Zubringevorrichtung; diesen Borsten fällt die Aufgabe zu, die bei der Filtration an der Innenfläche der Filterwände sich anlegenden Partikelchen flott zu machen und nach hinten über den Eingang zum Mundvorraume zu befördern. Dazu sind an den Enditen sogenannte Pinselborsten ausgebildet, die die engen Zwischenräume zwischen den Fiederhärchen der Filterborsten durchstoßen können, ohne die Filterwände dadurch in Unordnung zu bringen und die in der angegebenen Weise im Inneren des Filterraumes wirken können.

5. Die Mundgliedmaßen befinden sich in ständiger, rascher rhythmischer Bewegung. Um die Tätigkeit des Fangapparates genauer analysieren zu können, wurde eine mikroskopische Zeitlupenaufnahme mit ungefähr 120 Bildern in der Sekunde nach einem solchen Klemmpräparat angefertigt. Die Aufnahme ergibt, daß die Dauer einer Schlagperiode ungefähr $^1/_6$ bis $^1/_7$ Sekunde beträgt, daß also in der Minute 360 bis 420 Schläge erfolgen. Die Mandibeltaster treten seitlich auseinander und nähern sich darauf medialwärts, bis die Filterkämme mit ihren Ventralkanten zur Berührung gelangen. Bei der Öffnungsbewegung erweitert sich durch Auseinandertreten der Filterwände der Filterraum und faßt Wasser zwischen sich. Bei der Schließbewegung, bei der die verschiedenen, oben beschriebenen

Verschlußeinrichtungen wirksam werden, wird das Wasser im Filterraum abgesperrt und es kommt zu einer Druckfiltration durch die Filterwände. Dieser aus dem Filterraume durch die Filterwände in lateraler Richtung gehende Wasserstrom wird unterstützt durch die Tätigkeit der Mandibelexopoditen. Es sind dies selbständig sich bewegende Platten, die beim Einwärtsschlage aufrecht zu stehen kommen, während sie sich beim Auswärtsschlage lateral umlegen. Der Auswärtsschlag ist der funktionell wirksame, er erfolgt in der 2. Hälfte der Einwärtsbewegung der Mandibeltaster und bewirkt dadurch eine aus dem Filterraume in lateraler Richtung gehende Strömung, die die durch die Druckfiltration erzeugte Strömung unterstützt. Die im Speisewasser des Filterapparates enthaltenen Partikelchen werden dabei durch die Filterwände im Filterraume zurückgehalten.

6. Die 1. Maxillen bewegen sich in der Weise, daß sie unter leichtem Auseinandertreten nach vorne geführt werden und unter Anlegung der Enditen an die Filterwände diesen entlang wieder zurückgleiten. Die funktionell wichtige Bewegungsphase ist hier die Rückbewegung. Die Vorbewegung erfolgt, wie die Filmaufnahme lehrt, gegen Ende der Schließbewegung der Mandibeltaster, also zu einer Zeit, wo der Filterraum aufgebaut ist; die 1. Maxillen verharren in dieser Stellung eine Zeitlang, fast so lange, bis die Öffnungsbewegung der Mandibeltaster vollendet ist, um dann wieder nach hinten zu gleiten. Gelangen die 1. Maxillen nach vorne, was am Ende der Mandibeltaster-Schließbewegung bei aufgebautem Filterraume der Fall ist, so legen sich die Borsten der Maxillartaster ventral über die Filterkämme und die Fächerborsten der 1. Enditen legen sich den ventralsten Filterborsten an und pressen sie zusammen. Beides bedingt eine Verstärkung des ventralen Verschlusses des Filterraumes. Setzt dann bei Beginn der Öffnungsbewegung der Mandibeltaster das Vorwandern der Filterflächen und im Anschlusse daran das Rückgleiten der 1. Maxillen ein, so werden durch die in den Filterraum eindringenden Pinselborsten der Enditen die an der Innenfläche der Filterwände festhaftenden Partikelchen flott gemacht und später, wenn die Filterwände nach vorne herausgezogen sind, zwischen den Borsten der hinteren Enditen festgehalten und nach hinten über den Eingang in den Mundvorraum geschafft. Die mächtigen Exopoditen der 1. Maxillen besitzen Eigenbewegung. Sie werden, während die 1. Maxillen nach vorne gehen, verhältnismäßig

langsam nach vorne bewegt und stellen sich dabei quer ein. Ungefähr gleichzeitig mit der Rückbewegung der 1. Maxillen klappen auch sie, und zwar sehr rasch, zurück und legen sich dabei in die Sagittalebene um. Hier ist der Rückschlag der wirksame Schlag. Er erfolgt nur um ein Kurzes früher als der wirksame Lateralschlag der Mandibelexopoditen und ruft eine zu beiden Seiten im Schalenraume von vorne nach hinten gehende Wasserströmung hervor. Dadurch wird die durch den Schlag der Mandibelexopoditen hervorgerufene in lateraler Richtung gehende Strömung nach hinten umgelenkt. Das Speisewasser des Fangapparates verläßt dann durch die hinten gelegene Ausströmungsöffnung den Schalenraum.

7. Der Hinterrand der Vorderlippe und der Vorderrand der Hinterlippe sind mit bezahnten Kieferplatten ausgestattet. Beide Lippen zeigen eine leichte Beweglichkeit. Die Kieferplatten der beiden Lippen arbeiten zusammen, sie packen Teile des über ihnen angesammelten Nahrungsballens und ziehen sie in den Mundvorraum hinein, wo sie der Tätigkeit der Mandibelkauladen übergeben werden. Diese sind mit 7 kräftigen, dreizackigen Zähnen ausgestattet, zwischen denen sich große Zahnlücken befinden. Die Kieferplatte der Hinterlippe ist eine paarige Bildung, die Platten setzen sich jederseits in einen vertikalen, in der Vorderwand der Hinterlippe differenzierten Chitinbalken fort. Diese beiden Chitinbalken sind am Innenrande mit einem Fransenvorhange von striemenförmigen Chitinhaaren ausgestattet. Diese in den Mundvorraum hereinhängenden Fransen legen sich zu Büscheln zusammen, die in die Zahnlücken der Mandibelkaulade hineingreifen. Nur die Mandibelkauladen sind beweglich, die Chitinbalken, an denen die Fransenvorhänge differenziert sind, nicht. So kommt es, daß bei der Bewegung der Mandibelkauladen die Fransenbüschel in den Zahnlücken hin und her gleiten. Sie wirken als automatische Zahnbürsten, die die Zahnlücken von sich einlagernden Partikelchen freihalten.

8. Im Schlußabschnitte wird darauf hingewiesen, daß die für die Krustazeen-Gliedmaßen in Anwendung befindliche Nomenklatur zu einem guten Teile irreführend ist; sie geht auf Savigny (1816) zurück, der sie in Anlehnung an die von ihm bei den Hexapoden festgestellten Verhältnisse geschaffen hat. Insbesondere kann nicht angenommen werden, daß bei den Urkrebsen ausschließlich die Mundgliedmaßen Zwecken der Ernährung, die Thorakalgliedmaßen ausschließlich lokomotorischen Zwecken dienten und daß demnach

in den Fällen, wo ein oder das andere Thorakalbein nähere Beziehung zu den Mundgliedmaßen besitzt und als „Maxilliped" wirkt, eine sekundäre Umwandlung einer ursprünglich lokomotorischen Extremität in eine Ernährungszwecken dienende erfolgt sei. Bei den Urkrebsen und den Trilobiten waren alle Extremitäten von den 2. Antennen angefangen gleich gebaut und zeigten eine Doppelfunktion, sie standen als Fangapparatbeine im Dienste des Nahrungserwerbes und waren gleichzeitig lokomotorisch tätig. Es wird gezeigt, wie sich bei den rezenten Krustazeen vielfach diese Koppelung gelöst hat, indem eine Gruppe von Gliedmaßen nun ausschließlich lokomotorisch, eine andere Gruppe nur im Dienste der Ernährung fungiert. Es wird weiter gezeigt, wie weit sich die Anschauung eines über den ganzen Körper sich erstreckenden Fangapparates als ursprünglichen Organisationsprinzipes der Urkrebse nach den bei rezenten Krebsgruppen (Branchiopoden, Copepoden, Ostrakoden) erhobenen Befunden stützen läßt. Was *Notodromas monacha* anbelangt, liegt hier ein sogenannter xynethidischer Fangapparat vor, der von den Mundgliedmaßen gebildet wird. Aus den in der Literatur vorliegenden Angaben läßt sich erschließen, daß auch bei anderen Ostrakoden noch Fangapparate vorkommen, und nicht nur schon hochentwickelte, spezialisierte xynethidische, sondern aller Wahrscheinlichkeit nach auch noch verhältnismäßig einfach gebaute, sogenannte stichethidische, die große Ähnlichkeit mit dem einfachsten Typus des Phyllopodenfangapparates sowie mit dem Fangapparat der Trilobiten und damit auch mit den Verhältnissen aufweisen, die wir bei den Urkrebsen als gegeben ansehen müssen.

Literaturverzeichnis.

ALM, G., 1915. Monographie der schwedischen Süßwasserostracoden nebst systematischen Besprechungen der Tribus Podocopa. Zool. Beiträge. Uppsala, *4*.

BENNET, E. W., 1927. Biological notes on the Copepod *Boeckella triarticulata*. Transact. of the N. Z. Institute, *58*.

CANNON, H. G., 1925. On the segmental excretory organs of certain freshwater Ostracods. Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, *214*.

— 1926. On the feeding mechanism of a Freshwater Ostracod, Pionocypris vidua (O. F. MÜLLER). Linnean Soc. Journ., Zool., *36*.

— 1928. On the feeding mechanism of the copepods, *Calanus finmarchicus* and *Diaptomus gracilis*. Brit. Journ. of exp. Biology *6*.

CLAUS, C., 1892. Beiträge zur Kenntnis der Süßwasser-Ostracoden. Arb. Zool. Inst. Wien, *10*.

FRANKE, H., 1925. Der Fangapparat von *Chydorus sphaericus*. Z. wiss. Zool., *125*.

GIESBRECHT, W., 1921. *Crustacea*. In: A. LANG, Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere, *4*. 2. bzw. 3. Aufl., Fischer, Jena.

GRAF, H., 1930. Der Fangapparat von *Bosmina*. Z. Morph. Ökol., *19*.

HERBST, C., 1896. Über die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen, 1. Arch. Entw. Mech., *2*.

— 1901. Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig.

KLIE, W., 1926. *Ostracoda*. In: P. SCHULZE, Biologie der Tiere Deutschlands, Lief. 22.

MÜLLER, G. W., 1926/27. *Ostracoda*. In: KÜKENTHAL-KRUMBACH, Handbuch der Zoologie, 3. Bd., 1. H.

SARS, G. O., 1928. An account of the *Crustacea* of Norway. Vol. IX. Ostracoda. Bergen.

SAVIGNY, J. C., 1816. Mémoires sur les animaux sans vertèbres. I, 1. Théorie des organes de la bouche des animaux invertébrés et articulés, compris par LINNÉ sous le non d'insects. Paris.

STORCH, O., 1922. Der Fangapparat der Daphnien für Nannoplankton. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Würzburg.

— 1924. Morphologie und Physiologie des Fangapparates der Daphniden. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool., *6*.

— 1925 a. Der Phyllopodenfangapparat. Intern. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., *12* u. *13*.

— 1925 b. Über Bau und Funktion der Trilobitengliedmaßen. Z. wiss. Zool., *125*.

— 1926 a. Zur Frage der Deutung der Trilobitengliedmaßen. Zool. Anz., *67*.

— 1926 b. Über den Fangapparat eines Ostrakoden. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Kiel.

— 1928. Der Nahrungserwerb zweier Copepodennauplien (*Diaptomus gracilis* und *Cyclops strenuus*). Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol., *45*.

— 1929 a. Analyse der Fangapparate niederer Krebse auf Grund von Mikro-Zeitlupenaufnahmen. 1. Mitt. Der Fangapparat von *Sida crystallina* O. F. Müller. Biol. gen., *5*.

— 1929 b. Über eine Einrichtung für mikroskopische Zeitdehneraufnahmen und über die wissenschaftliche Auswertung von Filmaufnahmen. Z. wiss. Mikroskopie, *46*.

— und Pfisterer, O., 1925. Der Fangapparat von *Diaptomus*. Z. f. vergl. Physiol., *3*.

Vávra, W., 1891. Monographie der Ostracoden Böhmens. Arch. d. naturw. Landesdurchforschung von Böhmen, *8*.

Zenker, W., 1854. Monographie der Ostracoden. Arch. f. Naturgesch., *20*.

Verleger: Emil Haim & Co., Wien, I., Maria-Theresien-Straße 10
Für den Inhalt verantwortlich: Prof. Dr. Otto Porsch, Wien, XVIII., Feistmantelstraße 4.
Druck W. Hamburger (verantwortl. Max Diettrich), Wien, VI., Mollardgasse 41.